Zum Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt
von
Reinhard Altmüller
aus Lachendorf

Göttingen 1976

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534921_0023

Zum Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt
von
Reinhard Altmüller
aus Lachendorf

Göttingen 1976

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Professor Dr. W. Funke

Korreferent: Professor Dr. P. Ax

Tag der mündlichen Prüfung: 4.11.76

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Untersuchungsgebiet, Material und Methode	3
2.1	Untersuchungsgebiet	3
2.2	Tiermaterial	4
2.3	Arbeitsmethoden	7
2.4	Verzeichnis verwendeter Abkürzungen	12
3	Biologie	13
3.1	Entwicklung	13
3.2	Schlüpfphänologie	15
3.3	Ernährung	16
4	Populationsdichte und Abundanzdynamik	19
4.1	Imagines	19
4.2	Larven	23
5	Energiefluß	28
5.1	Produktion der Durchschnittsindividuen	28
5.2	Respiration der Durchschnittsindividuen	43
5.3	Assimilation von Durchschnittsindividuen und Populationen	48
5.3.1	Energiebilanzen	48
5.3.2	Assimilation und "Produktion an Imagines"	67
6	Diskussion	69
7	Zusammenfassung	73
8	Literaturverzeichnis	76

1 Einleitung

In Kalkbuchenwäldern sind, wie in vielen anderen Waldökosystemen, Tausendfüßler (Diplopoda), Asseln, Schnecken und Regenwürmer am primären Abbau der toten organischen Substanz in besonderem Maße beteiligt. - In den Sauerhumusbuchenwäldern des Solling dagegen fehlen Vertreter der drei erstgenannten Gruppen und die Gehäuseschnecken fast völlig, Regenwürmer und Nacktschnecken (Arionidae, Limacidae) sind selten. Die für den Kreislauf der Stoffe unbedingt erforderliche Zerkleinerung und Verarbeitung der pflanzlichen Bestandesabfälle muß hier von anderen Organismen getragen werden. Auf den Versuchsflächen des Solling-Projekts (ELLENBERG, 1971) sind es vor allem die Dipteren, deren Larven als Primär- und Folgezersetzer tätig sind. Über ihre Umsatzleistungen gibt es bis heute allerdings nur wenige Hinweise (PRIESNER, 1961; PEREL et al., 1971; STRIGANOWA, 1975; STRIGANOWA & VALIACHMEDOV, 1976). Ihre funktionelle Bedeutung im Ökosystem ist ebenfalls nur in wenigen Fällen bekannt.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, im Rahmen des Forschungsprogramms "Stoff- und Energieumsatz von Tierpopulationen in Buchenwäldern des Solling" (FUNKE, 1971, 1972, 1973 und Mitarbeiter GRIMM, 1973; SCHAUERMANN, 1973; STREY, 1972; WINTER, 1972 sowie WEIDEMANN, 1971, 1972; DIRKS, 1973; GRUNERT, 1974) den Energieumsatz der Dipterenpopulationen mit bodenlebenden Entwicklungsstadien zu bestimmen.

Hierzu waren erforderlich (s. FUNKE, 1971; FUNKE & WEIDEMANN, 1971):

a) Untersuchungen zur Biologie (Lebenszyklus)
b) Untersuchungen zur Abundanzdynamik der Populationen
c) Untersuchungen zur Assimilation (Produktion und Respiration) von sogenannten "Durchschnittsindividuen" in allen Entwicklungs- und Reifestadien.

Über die Abundanzdynamik der Populationen und die Umsatzleistungen der "Durchschnittsindividuen" sollten die Energieumsätze der Populationen ermittelt werden. Bei einer Spezies, Fannia polychaeta (Stein), konnte weitgehend nach dem Muster von Rhynchaenus fagi (GRIMM, 1973) vorgegangen werden. In allen anderen Fällen wurden Näherungsverfahren angewandt.

Ausgehend vom Energieumsatz sollte geprüft werden, in welchem Umfang die echten Streuzersetzer unter den Dipteren am Abbau des toten Laubes beteiligt sind und weiter, wie hoch die Konsumtion der zoophagen Spezies in ihrem Eingriff in das Nahrungsnetz des Ökosystems anzusetzen ist.

Herrn Professor Dr. W. Funke danke ich für Themenstellung und wissenschaftlichen Beirat. Herrn Professor Dr. P. Ax danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und technische Hilfen. Darüber hinaus danke ich meinen Kollegen am II. Zoologischen Institut in Göttingen, insbesondere Herrn Dr. J. Schauermann, für ihr Interesse an meiner Arbeit und fördernde Diskussionen.

Die vorliegende Arbeit wurde aus Mitteln gefördert, die Herrn Professor Dr. W. Funke von der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt wurden. Sie wurde außerdem durch ein Stipendium nach dem Graduiertenförderungsgesetz unterstützt.

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Versuchsflächen liegen in Hochlagen des Solling (50 NW Göttingen, Bundesrepublik Deutschland), einem flachen, überwiegend aus Buntsandsteinformationen gebildeten Mittelgebirgsrücken. Genaue Angaben über Topographie, Geologie und Vegetation geben GERLACH et al. (1970) sowie SCHERNER (1976).

Die Freilanduntersuchungen wurden in 63- (B 4), 83- (B 3) und 126-jährigen (B 1a) (1973) naturnahen Hainsimsen-Buchenwäldern durchgeführt. Die Versuchsflächen sind je 2 km voneinander entfernt. Die Baumschicht wird ausschließlich von der Rotbuche (Fagus silvatica) gebildet, eine Strauchschicht fehlt, die Krautschicht ist spärlich entwickelt. Sehr charakteristisch ist die bis zu 5 cm mächtige Streu - Humusauflage ("organic-layer", L-, F- und H-Horizont) (BABEL, 1971) über saurer Braunerde (BENECKE und MAYER, 1971). Der Streuabbau erfolgt langsam (HERLITZIUS, 1975) und neigt zur Podsolierung (MEYER und GÜTTSCHE, 1971). Die ältesten Schichten im F-Horizont (F_r) waren im Mai 1970 4,5 Jahre alt (BABEL, 1972).

2.2 Tiermaterial

In den Hainsimsen-Buchenwäldern des Solling wurden Di - pteren aus 19 Familien nachgewiesen (Tab. 1). Das Artenspektrum ist ungenügend bekannt. Die Zuordnung mancher Spezies stößt auf erhebliche Schwierigkeiten; die Larven zahlreicher Arten wurden noch nicht beschrieben.

In die Untersuchungen wurden nahezu alle der in Tabelle 1 aufgeführten Familien einbezogen. Nur in wenigen Fällen wurden einzelne Arten besonders herausgestellt. Fannia polychaeta kam hier eine spezielle Bedeutung zu. Ihre Larven waren bisher unbekannt. Sie werden im folgenden kurz gekennzeichnet.

Charakteristisch für die asselförmigen Larven der Gattung Fannia sind laterale und dorsale Körperanhänge. Anzahl, Form und Anordnung dieser Anhänge sind artspezifisch. Darüber hinaus ist die Ausbildung der Hinterstigmen von taxonomischer Bedeutung (HENNIG, 1964).

Bei den Larven von F. polychaeta ist nur die laterodorsale Reihe der Körperanhänge gut ausgebildet (Abb. 1). Die fadenförmigen Anhänge tragen mehr oder weniger lange Seitenfortsätze. Lateroventrale Anhänge fehlen völlig, die Dorsomediananhänge sind rudimentär. Das erste Larvenstadium trägt am 1. Thoraxsegment besonders lange fadenförmige Anhänge.

Die Stigmen sind lateral zwischen den Körperanhängen lokalisiert; L 1 ist metapneustisch, während L 2 und L 3 amphipneustisch sind.

Die Pigmentierung des Integuments nimmt mit dem Alter zu. Das erste Larvenstadium ist unpigmentiert, L 2 zeigt geringe Pigmenteinlagerungen und L 3 ist braun gefärbt.

Tabelle 1: Die Dipteren-Familien des Hainsimsen-Buchenwaldes nach Fängen mit Bodenphotoeklektoren

NEMATOCERA

Trichoceridae	Ceratopogonidae
Sciophilidae	Chironomidae
Sciaridae	Tipulidae
Cecidomyiidae	Limnobiidae

BRACHYCERA

Rhagionidae	Empididae
Erinnidae	Dolichopodidae
Asilidae	

CYCLORRHAPHA

Lonchopteridae	Lauxaniidae
Pipunculidae	Heleomyzidae
Phoridae	Muscidae

Dominante Arten [1]:

Sciophilidae: Boletina nigricoxa Staeg., B. sciarina Staeg.

Sciaridae: Corynoptera sp., Ctenosciara hyalipennis Meig., Epidapus atomarius Degeer

Rhagionidae: Rhagio lineola Fabr.

Empididae: Rhamphomyia erythrophthalma Meig., Rh. hirsutipes Coll., Trichopeza longicornis Meig.

Lonchopteridae: Musidora tristis Meig., M.lutea Panzer

Lauxaniidae: Sapromyza sp.

Muscidae: Fannia polychaeta Stein, Phaonia pallida Fabr., Thricops hirsutula Zett., Helina sp.

---

1) Für die Bestimmung einiger Arten danke ich Herrn Dr. D. Teschner, Braunschweig, und Herrn Dr. U. Thiede, Ulm.

Die einzelnen Larvenstadien erreichen eine maximale Körperlänge von 1,5 mm im ersten Stadium, von 3,5 mm im zweiten und von 5,5 mm in dritten Larvenstadium.

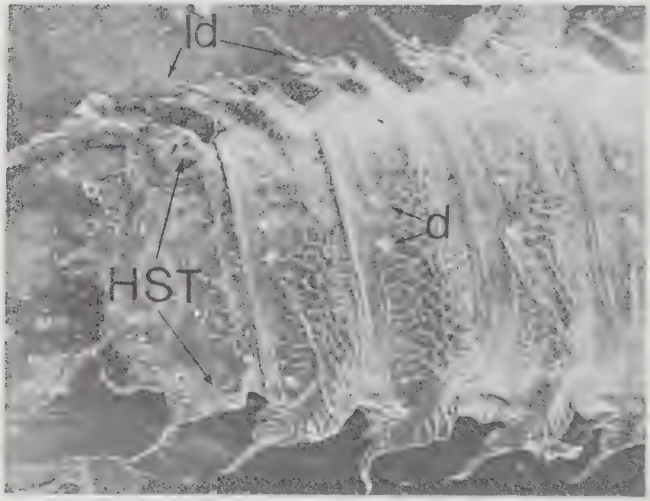

Abb. 1: Die hinteren 4 Abdominalsegmente einer Larve (L 3) von Fannia polychaeta

d	Dorsomediananhänge
ld	Laterodorsalanhänge
HST	Hinterstigmen

2.3 Arbeitsmethoden

2.3.1 Bestimmung von Abundanz und Phänologie

Für die Bestimmung der Larvenabundanz wurde eine repräsentative Teilprobefläche (20 m x 20 m) neben der Hauptversuchsfläche B 1a ausgewählt. Hier wurden alle vier Wochen je 10 Streuproben (L-, F- und H-Horizont zusammen) mit einem Stechrahmen von 25 cm Kantenlänge entnommen. Die jeweiligen Probestellen wurden nach einer Zufallstafel ausgewählt (CAVALLI-SFORZA, 1969). Der Transport erfolgte in Plastikbeuteln. Die Proben wurden bei 4-6 °C maximal 3 Tage bis zur Aufarbeitung gelagert.

Die Extraktion der Dipterenlarven wurde mit einer für sie spezifischen Spül- und Flotationsmethode nach HEALEY und RUSSEL-SMITH (1970) durchgeführt. Die Methode wurde jedoch etwas verändert. Im Solling wurden größere Streuproben entnommen (ca. 3000 cm^3) als von HEALEY et al. im Meathop-Wood (ca. 150 cm^3). Zum Spülen der Proben waren daher größere Gefäße, als bei HEALEY et al. angegeben, erforderlich. Je 2 runde Plastikschalen (Durchmesser 32 cm bzw. 28 cm) wurden ineinander gestellt (Abb. 2). Die Böden der inneren Schalen wurden durch Gaze ersetzt. Beim Spülvorgang waren die Schalen mit Wasser gefüllt. Die Wasserzufuhr erfolgte jeweils in der kleineren Schale durch einen Ring aus Kupferrohr, der innen perforiert war, so daß der Flüssigkeitsstrom von der Peripherie konzentrisch auf die Mitte des Siebbodens gerichtet war. Hierdurch wurde das im Wasser schwimmende Probenmaterial stark durchwirbelt und ein Zusetzen der Siebmaschen des Schalenbodens verhindert. Partikel, die die Maschen des Siebbodens passierten, gelangten über das Auslaufrohr in die innere Schale eines weiteren Spülsiebes. Fünf Spülsiebe mit abnehmender Maschenweite (10 mm, 5 mm, 1 mm, 0,4 mm und 0,1 mm) waren treppenförmig hintereinander

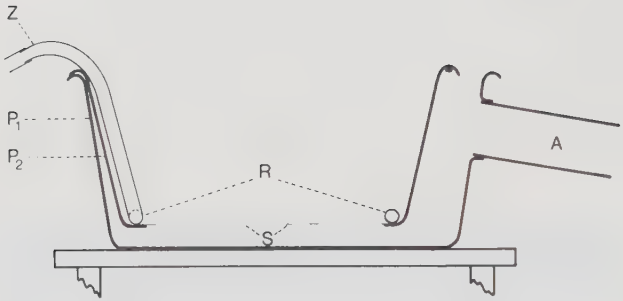

Abb. 2: Längsschnitt durch einen Siebsatz zum Spülen von Bodenproben

P_1	Plastikschale Durchmesser 32 cm
P_2	Plastikschale Durchmesser 28 cm
R	Ring aus Kupferrohr mit Zulauf Z
S	Sieb
A	Auslauf
Z	Zulauf

angeordnet. In diesen Sieben wurden die Dipterenlarven und die Streu in Größenklassen aufgetrennt.

In den ersten beiden Teilfraktionen (Partikeldurchmesser > 5 mm) wurden keine Tiere gefunden. Die anderen 3 Fraktionen bestanden zum überwiegenden Teil aus Streuresten mit einem spezifischen Gewicht < 1. Diese Laubteile wurden durch Flotation im Wasser und Dekantieren von den Dipterenlarven und restlichem Humus getrennt. Die Dipterenlarven und die Humusbestandteile haben ein spezifisches Gewicht > 1 und blieben deshalb im Bodensatz zurück.

Die weitere Bearbeitung der Proben erfolgte wie bei HEALEY et al. (1970) beschrieben. Die Aufarbeitung jeder Einzelprobe dauerte insgesamt 14-18 Stunden. Zeitlich besonders aufwendig war die Handauslese der Larven aus restlichen Humusbestandteilen, die auch durch Flotation im Glycerin-Wasser-Gemisch nicht von den Larven zu trennen waren.

Die Dipterenpuppen haben ein spezifisches Gewicht < 1. Sie flotierten im Wasser und wurden mit dem dekantierten Laub verworfen (s.o.).

Schlüpfabundanz und Schlüpfphänologie der Imagines wurden mit Bodenphotoeklektoren (emergence traps) ermittelt (FUNKE, 1971). Dabei wurden die Imagines kurz nach dem Schlüpfen aus der Puppe im Boden beim Stratenwechsel in die Vegetationsschicht gefangen. In jeder Versuchsfläche wurden 5 bzw. 6 Eklektoren (je 1 m^2 Grundfläche) aufgestellt. 1973 wurde in B 1a die Schlüpfabundanz aller Imagines nach den Fangergebnissen von 3 zufallsgerecht ausgewählten Eklektoren ermittelt.

2.3.2 Bestimmung von Biomasse und Produktion

Zur Produktionsbestimmung wurde ein besonderes Verfahren angewandt (s. Kap. 5.1, Seite 28).
Lebend- und Trockengewichte von frisch gefangenen Tieren wurden mit einer Halbmikrowaage (Typ Sartorius 2404, Genauigkeit $\pm$ 0,01 mg) ermittelt. Nach der Frischgewichtsbestimmung wurde das Tiermaterial mindestens 48 Stunden unter Vakuum bei 60° C getrocknet.

Die Brennwertbestimmung des Tiermaterials erfolgte in einem Mikrobombenkalorimeter (Wägung der Proben mit "Cahn-Modell 4100", Genauigkeit $\pm$ 0,003 mg). Benzoesäure (garantierter Brennwert: 6,316 cal/g) diente zur Eichung; nach je 40 Verbrennungen wurde nachgeeicht. Die Brennwerte wurden auf mg Trockensubstanz (nicht aschefrei) bezogen.

2.3.3 Bestimmung der Respiration

Zur Ermittlung des Energieverbrauchs durch Atmung dienten 2 Photo-Warburg-Geräte (kombiniert mit Frigomix-Kühlgeräten). Zur Respirationsbestimmung der Larven und Puppen wurden Mikrogefäße mit Ansatzbirne (Volumen ca. 1,5 ml) in Verbindung mit Mikromanometern benutzt. Die Imaginal-Respiration wurde in 15 ml - Gefäßen mit Ansatzbirne ermittelt (alle Geräte Firma Braun - Melsungen). 10 %-ige KOH diente zur Absorption des CO_2. Die absorbierende Oberfläche wurde durch laugenhartes Filtrierpapier vergrößert.

Die Versuchstiere (Larven und Puppen) wurden per Handauslese aus frischer Laubstreu (Herkunft: Nähe B 1a) gewonnen und bis zur Messung maximal 24 Std. bei + 4° C bis + 6° C aufbewahrt. Die Imagines wurden am Versuchstag im Freiland gefangen.

Um jeden Kontakt der Versuchstiere mit KOH zu vermeiden, wurden Gefäß und Ansatzbirne räumlich getrennt. Hierzu wurde bei den 15 ml - Gefäßen die Öffnung zur Ansatzbirne mit Gaze verklebt und bei den Mikrogefäßen in das Halsstück der Ansatzbirne ein einseitig mit Gaze verschlossenes PVC-Schlauchstück gesteckt. KOH und Versuchstier wurden dann in jeweils getrennten Räumen untergebracht.

Zur Adaptation befanden sich die Larven mindestens 4 Stunden unter Versuchsbedingungen im Reaktionsgefäß. Die Respirationsrate wurde dann stets von $16^{\underline{00}}$ bis $20^{\underline{00}}$ Uhr im Dauerdunkel gemessen. Die Ablesung der Manometer erfolgte bei Rotlicht.

Um Verletzungen zu vermeiden, mußten die Imagines vor dem Einbringen in die Reaktionsgefäße bis zum Erklammen abgekühlt werden. Die Nachtatmungsrate wurde bei Dunkel-

heit, die Tagatmungsrate bei 300 lx (Raumlicht) ermittelt.

Alle Respirationsraten wurden auf das Lebendgewicht bezogen (mg FG). Bei den Brachycerenlarven erfolgte die Frischwägung vor, bei den Nematocerenlarven aufgrund von Verletzungsgefahr nach der Messung.

Die Respirationsraten der Larven und Imagines wurden stets gleichzeitig bei verschiedenen Temperaturstufen ermittelt. Die Meßtemperaturen wurden so gewählt, daß die aktuelle mittlere Streutemperatur (L- + F-Horizont) von B 1a [1] im Meßbereich lag.

Als oxikalorischer Koeffizient wurde ein Wert von 4,79 cal/ml O_2 angenommen (PROSSER und BROWN, 1950).

---

1) Frau Dr. C. Kayser, Hannover, Herrn Dr. O. Kiese, Münster, sowie Herrn Dr. F. Wilmers, Hannover, danke ich für die Bereitstellung der Temperaturdaten (KIESE, 1971).

2.4 Verzeichnis verwendeter Abkürzungen

A	Assimilation
A_k	kumulative Assimilation
B	Biomasse, "standing crop"
B_{em}	biomass emerged, Biomasse frisch geschlüpfter Imagines, Produktion an Imagines
B 4	63jähriger Hainsimsen-Buchenwald
B 3	83jähriger " "
B 1a	126jähriger " "
e	Irrtumswahrscheinlichkeit
FG	Frisch- oder Lebendgewicht
Index pop	Wert gilt für die Population
P	Produktion
P_k	kumulative Produktion
r	Korrelationskoeffizient
R	Respiration
R_k	kumulative Respiration
s	Standardabweichung
TG	Trockengewicht
V	Variationskoeffizient

3 Biologie

3.1 Entwicklung

Die Dipteren-Spezies der Solling-Buchenwälder sind ebenso wie in benachbarten Fichtenforsten (THIEDE, 1975) fast ausschließlich univoltin. Ausnahmen bilden im Buchenwald nach den vorliegenden Ergebnissen die Rhagioniden mit zweijähriger Entwicklungsdauer sowie Chironiden und Cecidomyiiden, die plurivoltin sind.

Der Lebenszyklus von Fannia polychaeta wurde besonders eingehend untersucht. Die Imagines führen nach dem Schlüpfen einen Reifefraß durch. Die ♂ schwärmen in ein bis drei Meter Höhe auf kleinen sonnigen Lichtungen im Bestand. Die ♀ befinden sich stets in Bodennähe und sind hier nur schwer zu entdecken. Bei geringster Beunruhigung verschwinden sie hinter Zweigen oder Blättern der Streuschicht. Nach Abschluß des Reifefraßes legen die ♀ von F. polychaeta ihre Eier ab. Drei Wochen nach dem Schlüpfen der ersten F. polychaeta-♀ aus dem Boden wurden die ersten Larven der neuen Generation in der Streuschicht gefunden. Die Embryonalentwicklung dauert daher ca. 12 Tage. Die Entwicklung der Larven dauert 9 Monate. Die Larven verbringen jeweils 1 Monat im ersten und zweiten Stadium und etwa 7 Monate im dritten Larvenstadium. Die Puppen ruhen im Mai und Juni ca. 6 Wochen.

In Abb. 3 sind die Lebenszyklen von F. polychaeta und der übrigen Dipteren mit univoltiner Generationenfolge dargestellt. Die Arten der Sciariden, Empididen, der Musciden mit räuberischen Larven (Thricops hirsutula, Phaonia pallida und Helina sp.) sowie jeweils die beiden Arten der Sciophiliden und Lonchopteriden wurden zusammengefaßt. Die Angabe der Lebenszyklen erfolgt überwiegend nach den jeweils dominanten Arten. Die Angabe

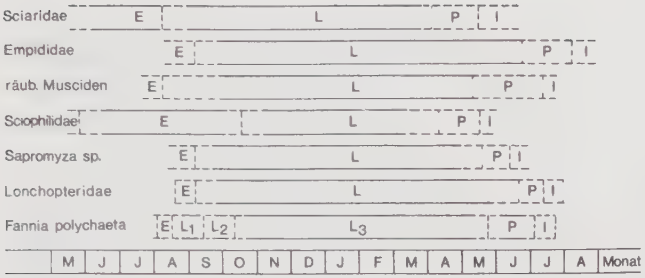

Abb. 3: Lebenszyklus von Dipteren-Spezies und Familien-Verbänden im Buchenwald. Dauer der Puppenruhe nur bei F. polychaeta ermittelt. Erläuterungen s. Text

eines Lebenszyklus ist für die Berechnung der Energiebilanzen erforderlich (s.u.).

Sciariden- und Empididenlarven findet man im Solling zu allen Jahreszeiten. Nur wenige Arten dominieren an Zahl und Biomasse (siehe Tab. 1). Innerhalb beider Gruppen verläuft die Entwicklung dieser Arten weitgehend synchron. Als Beginn einer neuen Generation wurde der Zeitpunkt angenommen, zu dem die Junglarven in höchster Individuenzahl nachweisbar waren, als Ende der Generation der Schlüpftermin der dominanten Imagines. 1973 waren bis Mitte Mai etwa 80 % und bis Mitte Juni etwa 90 % der Sciariden-Imagines geschlüpft. Im August schlüpften etwa 87 % der Empididen-Imagines.

Der Schlüpftermin der ersten Eilarven Anfang August wurde als Beginn der Musciden-Generation bestimmt und als Ende der Generation der Zeitpunkt angenommen, zu dem etwa 50 % der "räuberischen Musciden" adult waren.

Bemerkenswert ist, daß die meisten Dipteren bei geringer Feuchtigkeit des Substrats zwischen Juni und Anfang August eine Sommerruhe im Eistadium durchlaufen. Besonders auffällig ist dieses Phänomen bei den Sciophiliden. Die Pilzmücken schlüpfen im Oktober aus dem Ei. Erst von diesem Zeitpunkt an weist ihr spezifischer Habitat, der L-Horizont, stets hohe Wasser-Sättigungswerte auf (nach SCHAUERMANN, unveröffentlicht).

3.2 Schlüpfphänologie

Die meisten Dipteren-Imagines schlüpfen im Frühjahr. Ihr Anteil am Dipteren-Gesamtfang betrug 1973 in B 1a ca. 83 %. Es dominierten die Sciariden (82,5 %) und die Sciophiliden (11,2 %). Sciophiliden traten später nur noch vereinzelt auf. Dafür erhöhte sich der Anteil der Cecidomyiiden und Brachyceren (Brachycera und Cyclorrhapha). Aus der Gruppe der Brachyceren schlüpften zunächst Sapromyza sp. (Anfang bis Mitte Juni), Thricops hirsutula, Phaonia pallida (Mitte Juni bis Mitte Juli) und Fannia polychaeta (Anfang bis Mitte Juli), dann im Hochsommer die Rhagioniden, die Mehrzahl der Empididen und zuletzt die Phoriden (näheres über Schlüpffolge und Abundanz siehe Abb. 4).

Die Schlüpfphase der Imagines ist für jede Art in der Regel zeitlich eng begrenzt. In Abb. 5 ist dieser Sachverhalt für F. polychaeta dargestellt. Die Population schlüpft in 2-3 Wochen aus dem Boden. Die ♂ schlüpfen schwerpunktmäßig vor den ♀. Beginn, Dauer und Maximum des Schlüpfens schwanken in aufeinanderfolgenden Jahren in gewissen Grenzen. Der früheste Schlüpfzeitpunkt im Solling war Mitte Juni (1975, B 4), der späteste Ende August (1974). Nach einem Anstieg der Bodentemperaturen auf über 12 °C schlüpften die Tiere ab Anfang Juli nach der Puppenruhe innerhalb sehr kurzer Zeit (1972, 1973, 1975). Bei niedrigeren Bodentemperaturen (1974) setzte das Schlüpfen später ein, es dauerte länger an und das Maximum war weniger ausgeprägt. In tieferen (wärmeren) Lagen des Solling (Versuchsfläche B 3 und besonders B 4) schlüpften die Imagines von F. polychaeta ebenso wie die anderer Insekten-Spezies (s. z.B. GRIMM, 1973) schwerpunktmäßig etwas früher (s. Lage der Maxima in Abb. 5 1972,1973,1974) als in B 1a.

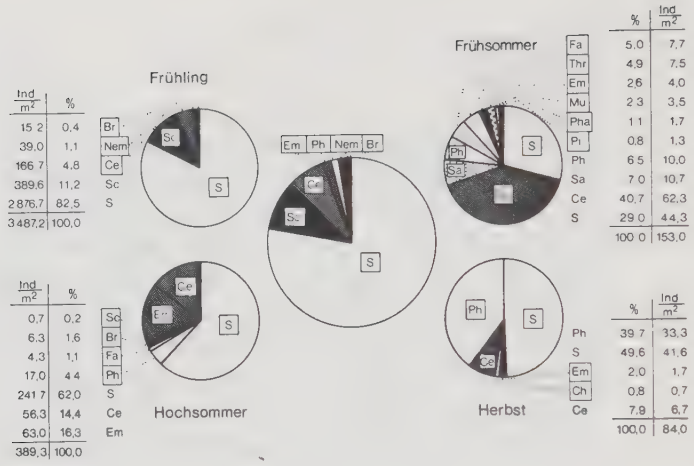

Abb. 4: Schlüpfphänologie und Schlüpfabundanz von Dipteren-Imagines in B 1a (1973). Anteile von Sammelgruppen, Familien, Gattungen und Arten in %.

Nem Nematocera (nicht nach Familien etc. aufgeschlüsselt)
Sc Sciophilidae
S Sciaridae
Ce Cecidomyiidae
Ch Chironomidae
Br Brachycera (Brachycera und Cyclorrhapha, nicht nach Familien etc. aufgeschlüsselt)
Em Empididae
Sa Sapromyza sp.
Ph Phoridae
Pi Pipunculidae
Mu Musidora sp.
Fa Fannia polychaeta
Thr Thricops hirsutula
Pha Phaonia pallida

Aspekte = Fangintervalle: Frühling (28.3.-14.6.), Sommer (14.6.-12.7.), Hochsommer (12.7.-6.9.), Herbst (6.9.-7.11.)

Zentrales Kreisdiagramm = Anteile der einzelnen Gruppen am Jahresfang (Daten in Tabelle 3).

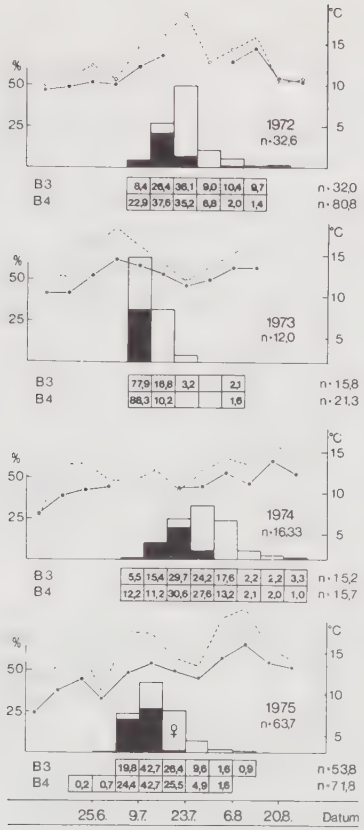

Abb. 5: Schlüpfphänologie von Fannia polychaeta 1972 - 1975
Nach Fängen mit Boden-Photoeklektoren (n=5-6). Wochenfänge in Prozent vom Jahresfang in den 3 Untersuchungsflächen B 1a (Säulendiagramm), B 3 und B 4 (Prozentzahlen).
Erster Wert 1973 = Vierwochenfang (14.6.-12.7.)
n = Schlüpfabundanz (Individuen/m^2·Jahr)
—●— Streutemperatur (L-Horizont)
--o-- Temperatur 2m über dem Boden (Wochenmittel)

3.3 Ernährung

Nach Darminhaltsuntersuchungen, Direktbeobachtungen, Fraßversuchen im Labor und nach ergänzenden Literaturdaten zu urteilen sind die Larven der meisten (etwa 98 %, 1973) am Boden geschlüpften Dipteren-Imagines saprophag. Einige Spezies sind außerdem mycetophag und algovor. Alle übrigen sind zoophag (Räuber, z.T. auch Parasiten).

Ein ähnliches Mengenverhältnis zwischen Dipteren mit saprophagen bzw. räuberischen Larvenstadien finden wir auch in anderen Ökosystemen des Solling. In den Fichtenforsten haben etwa 3 % der bodenschlüpfenden Dipteren räuberische Larvenstadien (THIEDE, 1975), in einer Wiese sind es etwa 4 % (HAAS, 1972).

Die Larven der Sciophiliden und Sciariden sind "Primärzersetzer". Mit ihren meist kräftigen Mundwerkzeugen skelettieren sie die tote Blattsubstanz. Sie fressen hierbei auch an stark sklerotisierten Sonnenblättern (Sciophiliden) und sogar an Knospenschuppen von Fagus silvatica. Ihr Kot ist schleimig schmierig (s. auch BRAUNS, 1954; FAASCH, 1973; ZACHARIAE, 1965).

Die nicht cecidogenen Larven der Cecidomyiiden leben vorwiegend im L- und F-Horizont. Nach HEALEY und RUSSEL-SMITH (1971) stechen die Larven mit ihren stilettartigen Mundwerkzeugen Pilzhyphen und Wurzeln an und saugen sie aus. Einige Arten sind bacterivor oder zoophag (BRAUNS, 1954) bzw. saprophag (McBRAYER & REICHLE, 1971).

Die Larven der terrestrischen Chironomiden sind nach HEALEY et al. (1971) selektive Humusfresser.

Auch Phoriden sind wenigstens teilweise saprophag und mycetophag (in Hutpilzen); einige Arten parasitieren in anderen Arthropoden, z.B. in Chilopoden (BRAUNS, 1954).

Die Larven von Musidora tristis, M. lutea (Lonchopteridae), Sapromyza sp. (Lauxaniidae) und von Fannia polychaeta sind "Sekundär- und Folgezersetzer". Im L- und F-Horizont saugen sie den Flüssigkeitsfilm von der Oberfläche toter Blätter auf. Sie konsumieren hierbei neben feinster toter organischer Substanz, einzelligen Algen und Pilzhyphen (s. auch FAASCH, 1973), Trümmern von Epidermiszellen (BRAUNS, 1954) möglicherweise auch verflüssigte bzw. gelöste organische Stoffe und Bakterien (FUNKE, mdl.). Die aufgenommenen Pilzsporen stammten aus der Gruppe der Fungi imperfecti [1].

Ausschließlich räuberisch ernähren sich die Larven von Empididen und Rhagioniden sowie von den Musciden Thricops hirsutula, Phaonia pallida und Helina sp.. Sie bewohnen alle Streuschichten. Empididen ernähren sich nach HEALEY et al. (1971) von Chironomiden- und Sciariden-Larven und nach eigenen Beobachtungen auch von Collembolen. In Zuchten nahmen alle rein räuberischen Dipterenlarven Sciophiliden-Larven als Nahrung an. Durch ein Loch im Integument saugten sie die Körperflüssigkeit ihrer Beute auf.

Die Imagines der untersuchten Nematoceren nehmen wahrscheinlich keine Nahrung auf. Ein Reifefraß ist nicht erforderlich, da die Eier aus Körpersubstanz gebildet werden, die bereits von den Larven angelagert wurde.

---

1) Herrn Dr. W. Koch, Göttingen, danke ich für die Bestimmung der Pilzsporen.

Die Imagines der Lonchopteriden und von Phaonia pallida wurden an Filzen (Phallus impudicus) und an Kot gefunden. Fannia polychaeta-Imagines nehmen Honigtau auf (TIENSUU, 1936, zitiert in HENNIG, 1964). Über die Ernährungsweise der anderen Spezies liegen keine Daten vor.

4 Populationsdichte und Abundanzdynamik

4.1 Imagines

Bei flugfähigen Insekten lassen sich nur in seltenen Fällen, z.B. bei einigen Curculioniden (GRIMM, 1973: SCHAUERMANN, 1973), Veränderungen der Populationsdichte während der Imaginalperiode bestimmen bzw. abschätzen. Der einzige Wert, der bei den Dipteren ermittelt werden kann, ist die Schlüpfabundanz der Imagines (FUNKE, 1971).

Im Jahre 1973 schlüpften in B 1a etwa 4100 Dipteren-Imagines/m^2 (Tab. 2). Das waren ca. 87,5 %[1)] aller am Boden schlüpfenden pterygoten Insekten, die einen Stratenwechsel in die Vegetationsschicht durchführen. Die Sciariden waren mit etwa 78 % Individuenanteil eudominant. Weitere 17 % entfielen auf Sciophiliden und Cecidomyiiden. Ähnlich hohe Schlüpfzahlen und die gleiche Dominanz der Sciariden ermittelten auch HAAS (1972) in einer Mähwiese und THIEDE (1975) in Fichtenforsten des Solling.

Die Dichte von Tierpopulationen unterliegt unterschiedlich großen Fluktuationen. Dies wird für die Dipteren der Sollingbuchenwälder besonders deutlich an der fluktuierenden Schlüpfabundanz der Imagines, z.B. von Sapromyza sp. und Fannia polychaeta (Abb. 6). Die Populationen dieser beiden Arten weisen zwischen 1972 und 1975 in allen Versuchsflächen annähernd den gleichen Fluktuationsverlauf, d.h. die gleiche Abfolge von Maxima und Minima der Schlüpfabundanz, auf. Unterschiede in der absoluten Höhe der Schlüpfabundanz sind - beim Vergleich mehrerer

---

1) Herrn Dr. J. Schauermann, Göttingen, danke ich für die Überlassung einiger Daten.

Tabelle 2. Schlüpfabundanz von Dipteren-Imagines mit bodenlebenden Entwicklungsstadien in B 1a (1973); nach Fängen mit Boden-Photoeklektoren.
n = Anzahl Eklektoren

	Ind./m^2	s (%)	Ges. %	n
Sciophilidae	389,67	28,8	9,47	3
Sciaridae	3205,33	51,32	77,91	3
Cecidomyiidae	292,0	2,5	7,1	3
Ceratopogonidae	1,67	173,2	0,041	3
Chironimidae	38,0	11,5	0,92	3
Rhagionidae				
Rh. lineola	2,16	98,6	0,053	6
Rh. latipennis	0,5	167,3	0,012	6
Empididae	72,67	71,5	1,77	3
Lonchopteridae	4,83	40,2	0,12	6
Phoridae	62,33	81,3	1,51	3
Pipunculidae	2,0	86,6	0,049	3
Lauxaniidae				
Sapromyza sp.	19,83	29,3	0,48	6
Muscidae				
Fannia polychaeta	12,0	19,7	0,29	6
Thr. hirsutula	7,67	28,2	0,19	6
Ph. pallida	1,67	62,0	0,041	6
Helina sp.	1,67	82,0	0,041	6
F. pallitibia	1/6m^2		0,004	6
	4114,16		100,0	

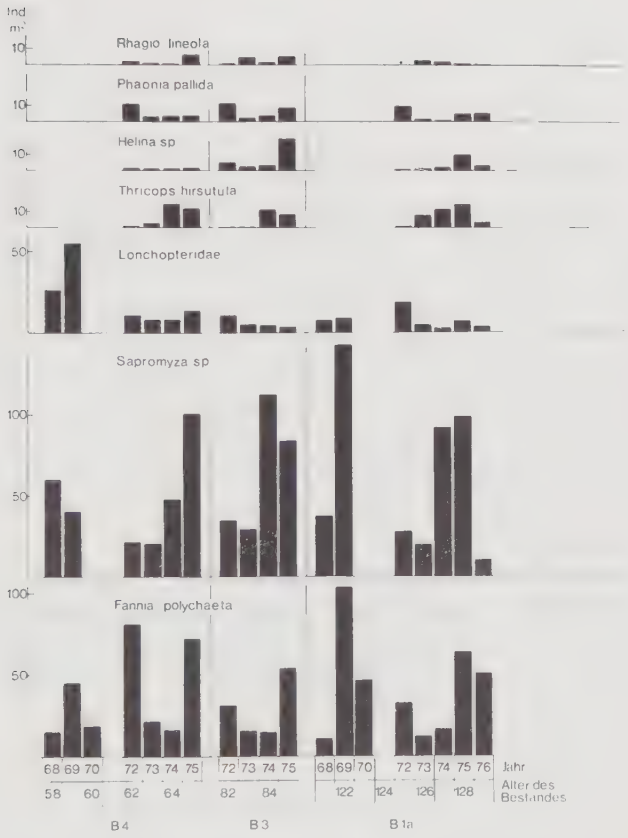

Abb. 6: Fluktuation der Schlüpfabundanz von Dipteren-Imagines auf den Versuchsflächen B 4, B 3 und B 1a.

1968 und 1969 (1970) Daten nur für Lonchopteridae, Sapromyza sp. (BARANSKI, 1970) und F. polychaeta (auch 1970). 1971 Werte fehlen. Rh. lineola 1972 nicht nachgewiesen.

Jahre - oft nur sehr gering. Sie mögen mit Unterschieden im Bestandsklima (hierzu auch Lichtverhältnisse), Bodenfeuchte und gewissen qualitativ-quantitativen Unterschieden der Biozönosen im Zusammenhang stehen. Die "ökosystemtypische Dichte" im Sinne von GRIMM et al. (1975) liegt nach Schlüpfzahlen aus 7 bzw. 6 Jahren für Fannia polychaeta bei 41 Ind/m^2 in B 1a und 38 Ind/m^2 in B 4, für Sapromyza sp. bei 70 Ind/m^2 in B 1a, aber nur bei 48 Ind/m^2 in B 4. Ein weiteres Maximum oder Minimum der Schlüpfabundanz (Höchst- bzw. Niedrigstwert der untersuchten Jahre) würde das 7jährige Mittel bei F. polychaeta um maximal 20 %, das 6jährige Mittel bei Sapromyza sp. um maximal 17 % verändern. Daraus folgt, daß bei Dipteren bereits innerhalb von 6 bis 7 Jahren - ähnlich wie bei Vertretern anderer systematischer Gruppen - die ökosystemtypische Dichte annähernd genau zu ermitteln ist.

Der Sexualindex (SCHWERDTFEGER, 1968) zum Schlüpfzeitpunkt ändert sich in aufeinanderfolgenden Jahren nur wenig (Tab. 3). Bei fast allen Arten bzw. Gruppen überwiegen die ♀. Lediglich bei Rhagio lineola überwiegen die ♂ .

Tabelle 3. Sexualindex (SCHWERDTFEGER, 1968) in Dipteren-Populationen des Luzulo-Fagetum

		1972	1973	1974	1975	n	1972-1975 (Mittel)
Sciaridae	B 1a		0,58			9616	
Cecidomyiidae	B 1a		0,53			876	
Sciophilidae	B 1a		0,43			1169	
Chironomidae	B 1a		0,64			114	
Phoridae	B 1a		0,53			186	
Rhagio lineola	B 1a	0,23	0,23	0,22	1	23	0,2o
	B 3	0,o7	0,27	0,36	0,46	71	0,39
	B 4	0,33	0,3	0,00	0,39	65	0,32
Lonchopteridae	B 1a	0,56	0,52	0,75	0,54	176	0,57
	B 3	0,38	0,57	0,52	0,45	120	0,47
	B 4	0,42	0,59	0,55	0,58	214	0,55
Fannia polychaeta	B 1a	0,66	0,68	0,64	0,52	715	0,59
	B 3	0,59	0,44	0,63	0,55	661	0,56
	B 4	0,61	0,55	0,62	0,6	1142	0,6
Thricops hirsutula	B 1a	0,00	0,45	0,46	0,42	207	0,43
	B 3	0,59	0,44	0,63	0,55	661	0,556
	B 4	0,4	0,6	0,5	0,63	173	0,56
Helina sp.	B 1a	0,6	0,7	0,5	0,46	93	0,56
	B 3	0,2	0,56	0,45	0,56	163	0,52
	B 4	0,36	0,57	0,38	0,45	79	0,44
Phaonia pallida	B 1a	0,57	0,4	0,67	0,39	88	0,5
	B 3	0,43	0,2	0,65	0,46	141	0,44
	B 4	0,39	0,35	0,52	0,63	134	0,45

4.2 Larven

Von März 1972 bis März 1973 wurde alle 4 Wochen die Abundanz der Larven bestimmt. Die höchsten Individuenzahlen wurden Anfang September (14 740 Individuen/m^2) ermittelt, die niedrigsten im Mai und Juni (578 Individuen/m^2) (Abb. 7). Zu fast allen Zeiten dominierten die Sciariden-Larven. Lediglich zwischen April und Juni betrug ihr Anteil weniger als 50 %. In diesem Zeitraum schlüpfen die meisten Imagines. Die genauen Daten zur Abundanzdynamik der larvalen Dipteren-Populationen gehen aus Tabelle 4 hervor.

Cecidomyiiden-Larven wurden zu jeder Jahreszeit in recht schwankender Anzahl gefunden. Hier überlappen sich mehrere Generationen verschiedener Arten.

Die Abundanz der Sciophiliden-Larven war nicht zu ermitteln. Die sehr dünnhäutigen Larven wurden während der Extraktion aus der Streu z.T. verletzt: sie waren dann leichter als Wasser und gingen deshalb bei der Extraktion verloren (s. Seite 8).

Das Dichtemaximum der Chironomiden-Populationen liegt im März (651 Individuen/m^2). Es ist durch Übereinanderlappen zweier Generationen (Populationen) bedingt. Die Imagines der einen Generation schlüpfen im Herbst, die der anderen im Frühling.

Bei den Rhagioniden dauert die Entwicklung im Boden zwei Jahre. Jedes Jahr wird eine neue Generation geboren. Daher treten von September bis zum Juli zwei Larvengenerationen nebeneinander auf. Die Larven sind in der Bodenstreu sehr inäqual verteilt (V = 94 bis 270 %). Die Größe der Streuproben reichte hier für die Abundanzbestimmung nicht aus. Es waren daher keine klaren Mortali-

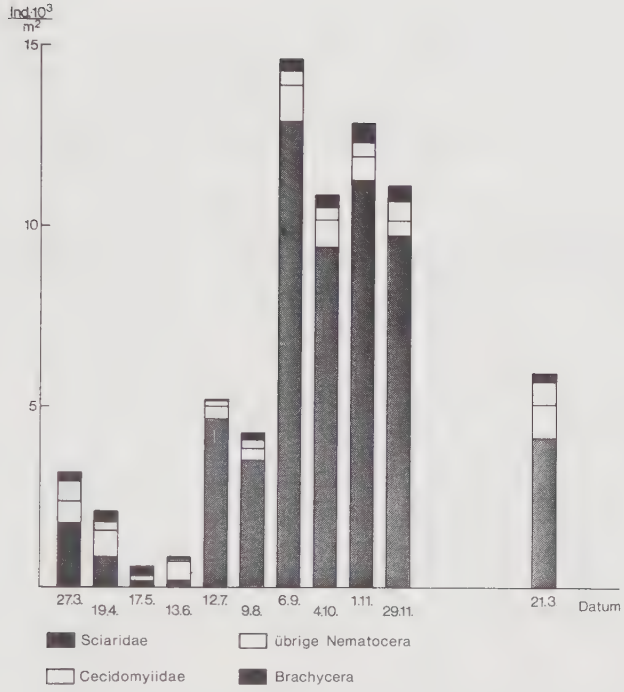

Abb. 7: Abundanzdynamik der Dipterenlarven in der Streuschicht (L-, F- und H-Horizont) im Hainsimsen-Buchenwald des Solling (B 1a, 1972 - 1973)

Zahlenangaben siehe Tabelle 4

	27.3. 72	19.4. 72	17.5. 72	13.6. 72	12.7. 72	9.8. 72	6.9. 72	4.10. 72	1.11. 72	29.11. 72	21.3. 73
Sciaridae	1758	984	163	170	4672	3520	12960	9456	11328	9792	4160
Cecidomyiidae	615	568	143	542	350	325	1008	758	661	409	937
Sciophilidae	f	0	0	0	0	0	0	37	262	212	25
Chironomidae	566	252	46	50	151	250	395	347	386	546	651
Rhagionidae	48	35	11	42	10	27	72	19	11	11	26
Empididae	f	37	122	21	38	134	219	160	154	107	117
Lonchopteridae	f	42	4,8	14,88	0	0	19,2	27,2	11	33,8	19,2
Lauxaniidae Sapromyza sp.	f	r	f	f	0	0	19,2	53	48	18	21
Muscidae Fannia polychaeta	155	155	83,2	83,2	0	11	,34	39	18	30	19,2
räuberische Larven	46	26	4,8	1,6	0	16	14,4	27,2	42	22	14,4

Tabelle 4. Abundanzdynamik der Dipteren-Larven in der Streuschicht (L-, F- und H-Horizont) des Hainsimsen-Buchenwaldes im Solling (Individuen/m^2) (B 1a, 1972 bis 1973)

tätsverläufe feststellbar.

Die Larven mehrerer Empididen-Arten leben im L-, F- und H-Horizont. Das Abundanzmaximum der Empididen liegt im September (219 Individuen/m^2). Zu diesem Zeitpunkt sind die Eilarven der dominanten Empididen-Spezies, Rhamphomyia erythrophthalma und Rh. hirsutipes, geschlüpft.

In den Buchenwäldern des Solling leben 2 Lonchopteriden-Spezies. Die Larven von Musidora lutea schlüpfen im September, die von M. tristis im November. Das Abundanzmaximum der Lonchopteriden liegt Ende November (ca. 34 Individuen/m^2).

Die höchste Larvenabundanz der Fannia polychaeta-Generation 1972/73 wurde Anfang Oktober festgestellt (39 Individuen/m^2). Für die Ermittlung des Energieumsatzes der F. polychaeta-Population wurde die Larvendichte für den Zeitraum von August bis Anfang Oktober berechnet (s. Kap. 5.3.1). Für die Berechnung wurde die Mortalitätsrate der Population im Zeitraum Anfang Oktober bis Ende November angenommen.

Die räuberischen Larven der 3 Musciden-Spezies schlüpfen metachron. Im August schlüpfen die Eilarven von Thricops hirsutula, dann die von Phaonia pallida und im Oktober die Eilarven von Helina sp..

Aus der maximalen Larvenabundanz und der Schlüpfabundanz der Imagines 1973 wurde die Überlebensrate der univoltinen Dipterenpopulationen berechnet (Tab. 5). Sie ist am geringsten bei den Lonchopteriden (etwa 14 % Überlebende) und am größten bei den Lauxaniiden (etwa 37 % Überlebende). Im Mittel wurden weniger als ein Drittel der Larven erwachsen. Für die Sciophiliden wurde in nachfolgenden Berechnungen (Kap. 5.3) die Überlebens-

Tabelle 5. Überlebensrate bodenlebender Entwicklungsstadien von Dipteren des Luzulo-Fagetum. Generation 1972/73 (B 1a)

	Maximum Larvenabundanz (Ind./m^2)	Zeitpunkt	Schlüpfabundanz 1973 (Ind./m^2)	Überlebende (%)
Sciaridae	12 960	6. 9.72	3205	24,7
Empididae	219	6. 9.72	73	33,3
Lonchopteridae	33,8	4.10.72	4,8	14,3
Lauxaniidae	53	1.11.72	19,8	37,4
Muscidae F. polychaeta	39	4.10.72	12	30,8
räub. Larven	42	1.11.72	11	26,2

rate der nahe verwandten Sciariden übernommen.

Die Mortalität der Entwicklungsstadien wird von verschiedenen Faktoren beeinflußt. Trockenheit erhöht die Mortalität von Eiern und Junglarven (MILNE et al., 1965; MEATS, 1967). Dagegen ertragen ältere Larvenstadien und Puppen von F. polychaeta auch längere Trockenperioden.

An niedrige Temperaturen sind die streubewohnenden Dipterenlarven gut adaptiert. Sciophiliden-Larven z.B. sind unmittelbar unter der Schneedecke bei ca. + 0,1 °C voll aktiv.

Hauptfeinde der Dipterenlarven dürften räuberische Arthropoden und Parasiten sein (s. Kap. 3.3, WEIDEMANN, 1972; KOEHLER, 1976). Die Fannia polychaeta-Population war z.B. am 10.3.1971 zu fast 34 % von Hymenopteren parasitiert. Aus einer Puppe schlüpfte ein ♀ von Stilpnus pavoniae Scop. (Ichneumonidae) [1].

---

1) Für die Bestimmung danke ich Herrn R. Hinz, Einbeck.

5 Energiefluß

5.1 Produktion des Durchschnittsindividuums

Zur Bestimmung der Produktion eines Durchschnittsindividuums waren zu ermitteln:

ΔB = Biomassenzuwachs (cal) des Durchschnittsindividuums pro Zeiteinheit durch Wachstum und Bildung von Geschlechtsprodukten (P_r) und

E = Substanzverluste (cal) in Form von abgegebenen Sekreten, Gespinsten, Exuvien etc.

Die Produktion wird aus der Summe von ΔB und E errechnet (PETRUSEWICZ & MACFADYEN, 1970).

Die Substanzverluste waren nur bei den Cyclorraphen in den Puparien zu erfassen. Gespinste der Sciophiliden sowie Exuvien wurden sonst nicht berücksichtigt.

Im Vordergrund stand daher die Bestimmung von ΔB, wobei der Energiegehalt der Geschlechtsprodukte (P_r) bei den Nematoceren bereits von den Larven angelagert wird. P_r der Brachyceren und Cyclorraphen - angesammelt durch den Reifefraß der Imagines - war nur bei Fannia polychaeta und den Lonchopteriden zu ermitteln.

Die Handauslese von Dipterenlarven aus der Streu zur Bestimmung der Biomasse (FG, TG, Energiegehalt) verlief unbefriedigend. Besonders die kleinen Tiere wurden nicht entsprechend ihrer tatsächlichen Anzahl in der Streu gefunden.

Daher wurde ein anderes Verfahren angewandt. Zunächst wurden Abhängigkeiten von Körperlänge (mm) und Trockengewicht (mg TG) geprüft. Hierbei stellte sich heraus, daß beide Größen gut miteinander korrelieren. Für jede

Körperform ergab sich eine spezifische Korrelation (Abb. 8 und Tab. 6) (s. auch MACANCEWA, 1976). Die vorn zugespitzten räuberischen Larven der Musciden, Empididen und Rhagioniden (Abb. 8, Gerade 2) haben bei gleicher Körperlänge eine höhere Biomasse als z.B. die zylindrischen Sciophiliden-Larven (Gerade Nr.3). Die Unterschiede der Körperlängen-Biomassen-Relation zwischen Chironomiden-Larven (Gerade Nr. 7) und Sciariden/Sciophiliden-Larven (Gerade Nr.3) sind gering. Die Gerade 6 zeigt, daß auch für Sciariden und Sciophiliden-Imagines eine exponentielle Abhängigkeit zwische Körperlänge und Biomasse besteht. Die ♂ sind bei gleicher Körperlänge etwas leichter als die ♀ (s. Tab. 6).

Mit Hilfe der Regressionsgeraden wurden dann die Trockengewichte der durch Extraktion von Bodenproben quantitativ gewonnenen Larven über deren körperlänge berechnet. Die durch Extraktion gewonnenen und zur Abundanzberechnung verwendeten Tiere waren in Alkohol konserviert worden. Ihre Körperlänge veränderte sich hierbei durch Quellen oder Schrumpfen um maximal 20 %. Dieser Fehler wurde bei der Biomassenberechnung nicht berücksichtigt.

Die Biomasse der Sciophiliden und Lonchopteriden sowie von Sapromyza sp. und Fannia polychaeta wurde von Januar bis zum Schlüpfen der Imagines im Frühjahr bzw. Sommer direkt an Frischmaterial ermittelt. Von Januar an waren die Biomassenunterschiede von Einzelindividuen der angegebenen Gruppen nur sehr gering. Fehler bei der Biomassenbestimmung des Durchschnittsindividuums durch Übersehen von kleinen Larven bei der Handauslese von Frischmaterial entfielen daher.

Der Energiegehalt und der Anteil des Trockengewichtes am Frischgewicht (% TG) wurden stets an frisch gesammeltem Freilandmaterial ermittelt.

Tabelle 6. Abhängigkeit der Biomasse y (mg TG) von der Körperlänge x (mm) bei Dipteren

Nr.	Objekt	Körperform	Stadium	Körperlänge mm	n Ind.	n Klassen	r Korrelation	e ( ) % Signifikanz	Regressionsgerade log y =
1	Fannia polychaeta	asselförm.	Larven	1,2 - 5,5	1031	10	0,9918	0,765 (1 %)	0,374x - 1,868
2	räuberische Larven: Empididae Rhagionidae Muscidae	"Fliegen-maden-Typ"	Larven	1,5 - 16	45	16	0,9303	0,623 (1 %)	0,154x - 1,196
3	Sciaridae + Sciophilidae	zylindrisch	Larven	1,5 - 9	187	12	0,9448	0,7079 (1 %)	0,267x - 2,173
4	" ♂		Imagines	1 - 5	130	4	0,9865	0,95 (5 %)	0,434x - 2,138
5	" ♀		Imagines	1 - 5	98	4	0,9984	0,99 (1 %)	0,393x - 1,896
6	" ♂ + ♀		Imagines	1 - 5	228	4	0,996	0,99 (1 %)	0,412x - 2,006
7	Chironomidae	zylindrisch	Larven	1,5 - 3,5	54	5	0,899	0,878 (5 %)	0,287x - 2,101

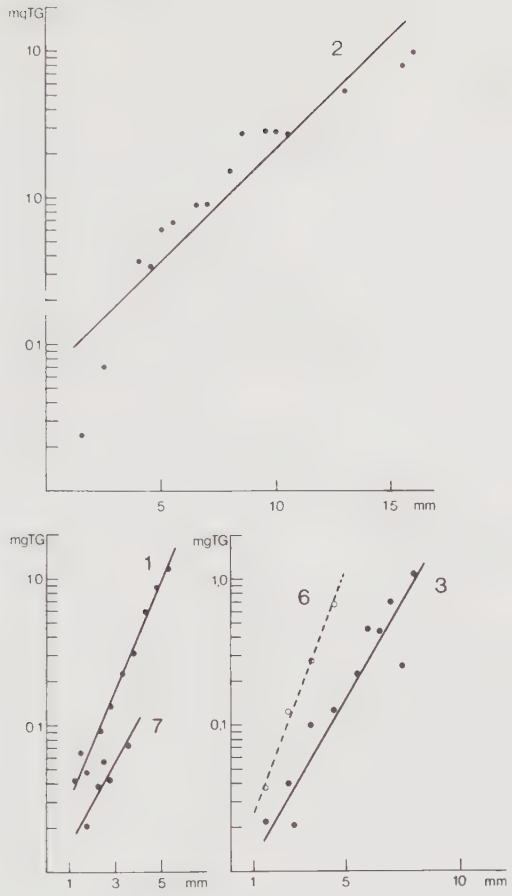

Abb. 8: Biomasse (mg TG) - Körperlängen (mm) - Korrelation bei Larven und Imagines von Dipteren
(Gleichungen der Regressionsgeraden, s. Tab. 6)

1) Fannia polychaeta - Larven
2) Rhagioniden, Empididen und räuberische Muscidenlarven
3) Sciariden- und Sciophiliden-Larven
6) Sciariden- und Sciophiliden-Imagines
7) Chironomiden-Larven

Messung der Körperlänge:
Larven: voll ausgestrecktes Lebendmaterial (in Wasser)
Imagines: getrocknetes Material
Sciaridae: Kopfspitze-Abdomenspitze
Sciophilidae: Thoraxspitze-Abdomenspitze
bei ♂ inclusive Hypopygium

In Abb. 9 ist der Wachstumsverlauf (FG, TG, cal/Ind.) von Durchschnittsindividuen der Sciophiliden (Sc; Boletina sciarina, B. nigricoxa) und Lonchopteriden (Lo; Musidora tristis, M. lutea) sowie von Sapromyza sp. (Sa) und Fannia polychaeta (Fa) dargestellt (s. auch Tab. 7-10) und in Abb. 10 der Wachstumsverlauf von Durchschnittsindividuen der Sciariden (S), der "räuberischen Musciden" (Mu) und der Empididen (Em) (s. auch Tab. 11-13).

Bei den Nematoceren und Brachyceren wurde die mittlere Biomasse der frischgeschlüpften Imagines als Endpunkt der Wachstumskurve festgelegt. Bei den Cyclorrhaphen wurde die Biomasse der Puparien hinzuaddiert.

In Abb. 9 ist deutlich das starke Wachstum der jungen Larven zu erkennen. F. polychaeta-Larven z.B. haben den größten Biomassenzuwachs am Anfang des dritten Larvenstadiums. In 8 Wochen vervierfacht sich der Energiegehalt einer Durchschnittslarve von 17 % auf 73 % der maximalen Biomasse des Durchschnittsindividuums (= 8,85 cal/Individuum).

In den Wachstumskurven von Durchschnittsindividuen der Familienverbände (Abb.10) sind keine Hauptwachstumsphasen zu erkennen. Sie sind allerdings auch bei den Einzelpopulationen der Familienverbände zu vermuten. Die Hauptwachstumsphasen der einzelnen Populationen liegen aber wahrscheinlich nicht synchron, sondern zeitlich versetzt. Durch Zusammenfassen der Populationen bei der Datenermittlung wurden sie dann verwischt.

Die Wachstumskurven (Abb. 10) deuten an, daß die Durchschnittsindividuen bis zum Schlüpfen der Imagines stetig Nahrung aufnehmen und wachsen. Dieses Ergebnis ist zweifellos nicht korrekt; denn zumindestens die Puppen leben von körpereigener Substanz. Das heißt, daß die

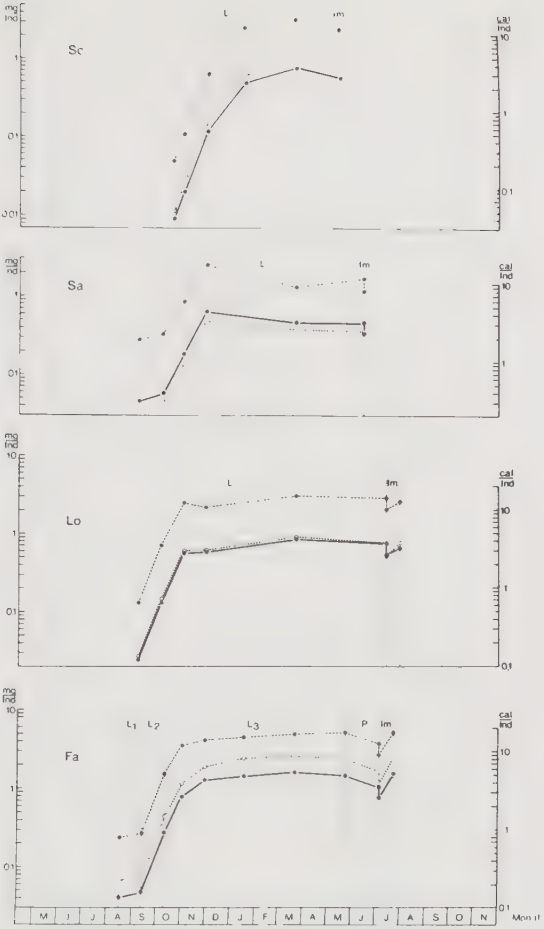

Abb. 9: Wachstum des Durchschnittsindividuums (B 1a, 1972/73) von
Sciophilidae (Sc)
Sapromyza (Sa)
Lonchopteridae (Lo)
Fannia polychaeta (Fa)

Frischgewicht (---●---), Trockengewicht (——●——), cal/Individuum (•••o•••)

Puppen nur bei F. polychaeta berücksichtigt.

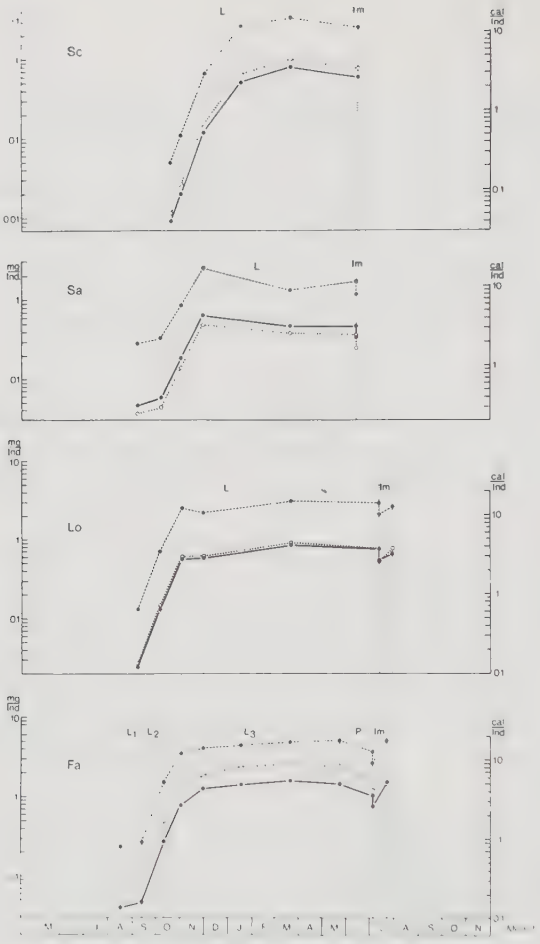

Abb. 9: Wachstum des Durchschnittsindividuums (B 1a, 1972/73) von
Sciophilidae (Sc)
Sapromyza sp. (Sa)
Lonchopteridae (Lo)
Fannia polychaeta (Fa)

Frischgewicht (---●---), Trockengewicht (——●——), cal/Individuum (•••o•••)

Puppen nur bei F. polychaeta berücksichtigt.

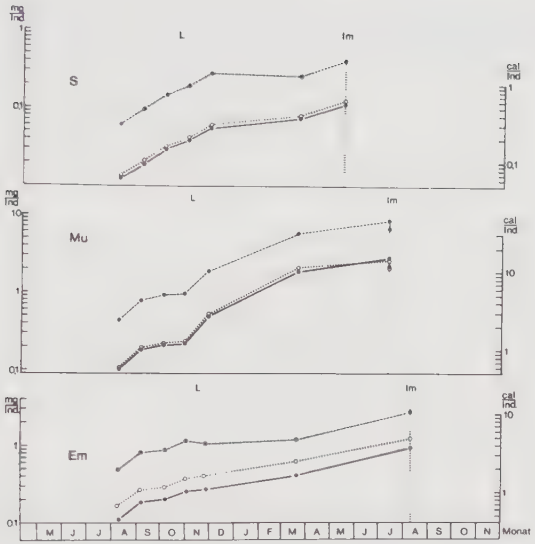

Abb. 10: Wachstum des Durchschnittsindividuums (B 1a, 1972/73) von
Sciaridae (S)
Musciden mit räuberischen Larven (M)
Empididae (Em)

Puppen nicht berücksichtigt

Lebendgewicht (---●---), Trockengewicht (——●——), cal/Individuum (•••o•••)

maximale Biomasse der präimaginalen Stadien bereits vor der Verpuppung erreicht wird. Die maximale Biomasse und der Zeitpunkt, zu dem sie erreicht wurde, waren wegen fehlender Daten nicht zu ermitteln.

Chironomiden und besonders Cecidomyiiden sind mit mehreren Populationen unterschiedlicher Entwicklungsphänologie vertreten. Die Cecidomyiiden sind zum Teil polyvoltin. Die Biomasse von Durchschnittsindividuen dieser beiden Gruppen schwankt daher unregelmäßig innerhalb eines Jahres (Tab. 14 und 15).

Der Anteil des Trockengewichtes am Frischgewicht (% TG) von Fannia polychaeta variiert zwischen 18 und 33 % (Tab. 7), das Maximum liegt im Winter. Zwischen 18 und 33 % liegen auch die TG-Anteile bei den anderen Dipteren (Tab. 8-15). Auch hier wurden die Höchstwerte im Winter festgestellt. Der TG-Anteil bei den Nematoceren und den Lonchopteriden betrug immer unter 30 %.

Der Energiegehalt der Körpersubstanz fast aller Dipteren liegt in dem bei Fannia polychaeta ermittelten Bereich von 5,1 bis 5,8 cal/mg TG. Nur die Körpersubstanz der räuberischen Muscidenlarven und der Rhagionidenlarven erreicht höhere Energiegehalte (6,3 cal/mg TG bzw. 6,2 cal/mg TG). Die höchsten Energiegehalte wurden bei allen Gruppen im Winter (Januar bis März) festgestellt.

Durch Summierung des Biomassenzuwachses (in cal/Ind.) pro Zeitintervall und der Puparien (s.o.) wurde die kumulative Produktion der Durchschnittsindividuen berechnet (Tab. 18-24 und Abb. 14-17). In den Tabellen ist jeweils der Endpunkt des betreffenden Zeitintervalls angegeben.

Bei den Chironomiden und Cecidomyiiden war die Berechnung der kumulativen Produktion eines Durchschnittsindividuums nach Biomassendaten nicht möglich, weil sich die einzelnen Populationen der Familien nicht synchron entwickelten. Für die Durchschnittsindividuen aller Populationen ergaben sich keine gleichmäßigen Wachstumsverläufe (Tab. 14 und 15); die Produktion der Populationen wurde daher nach Respirationsdaten berechnet (s. Kap. 5.3.1).

Tabelle 7. Fannia polychaeta: Wachstumsverlauf eines Durchschnittsindividuums in B 1a (1972/73)

Alter (Tage) Datum	Stadium	FG mg	n Parall. FG	TG mg	n Parall. TG	% TG vom FG	cal/mg TG	s	n Parall. Kalor.	cal/Ind.
12 15. 8.	Ei	0,23	-	0,041 a)	9	17,7 e)	5,54 e)	-	-	0,23
40 12. 9.	L 1	0,26	-	0,047 b)	-	17,7	5,54 e)	-	-	0,26
68 10.10.	L 2	1,54	57	0,270 b)	-	17,7	5,54	-	1	1,50
90 1.11.	L 3	3,58	132	0,770 b)	-	21,5	5,10	0,31	7	3,93
118 29.11.	L 3	4,06	27	1,256 b)	-	30,9	5,15	0,28	3	6,46
166 16. 1.	L 3	4,43	23	1,420	23	32,04	5,83	-	1	8,28
230 21. 3.	L 3	4,79	92	1,600	92	33,4	5,53	0,35	6	8,85
293 23. 5.	Puppe	5,17	42	1,440	42	27,85	5,66	0,16	3	8,15
334 3. 7.	Puppe	3,67	29	1,040 c)	-	28,3	5,47	-	1	5,69
335 4. 7.	Imago	2,89	63	0,753	216 d)	26,05	5,23	0,244	10	3,94
351 20. 7.	Imago	5,21	14	1,522	141	29,2	5,22	0,32	5	7,95

a) aus ♀ herauspräpariert
b) errechnet nach Regressionsgleichung
c) errechnet aus TG frischgeschlüpfte Imago + TG Puparium
d) Mischwert 1972/73/75
e) übernommen von L 2

Tabelle 8. Lonchopteridae: Wachstumsverlauf eines Durchschnittsindividuums in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	TG (mg)	% TG vom FG	cal / mg TG	n Parall. Kalor.	cal / Ind.
6. 9.	Larve	0,13	0,024[a]	18[b]	5,5[b]	-	0,13
4.10.	Larve	0,72	0,13	18[b]	5,5[b]	-	0,72
1.11.	Larve	2,40	0,57	23	5,0	1	2,85
29.11.	Larve	2,15	0,58	27[e]	5,2	-	3,02
21. 3.	Larve	3,00	0,84	28[f]	5,2	4	4,37
12. 7.	Puppe	2,80[c]	0,73[c]	26[g]	4,9	-	3,58
12. 7.	Imago	2,04[d]	0,53[d]	26	4,9	2	2,60
29. 7.	Imago	2,50[d]	0,65[d]	26	5,6	2	3,64

a) berechnet vom 6.9.-29.11. nach Körperlängen-Biomassen- Relation von Fannia

b) übernommen von Fannia polychaeta

c) berechnet TG Imago + TG Puparium. Für die Berechnung der Puparien wurde das Verhältnis TG Imago : TG Puparium von Fannia übernommen.

d) Imago, Lebensdauer wie bei Fannia angenommen

e) Larven vom 5.12. (n = 14)

f) Larven vom 19.2. (n = 12)

g) % TG von Puppen (n = 6)

Tabelle 9. Sapromyza sp.: Wachstumverlauf eines Durchschnittsindividuums in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	n	TG (mg)	n	% TG vom	cal / mg TG	cal. / Ind.
6. 9.	Larve	0,26	-	0,047	-	18[a]	5,1	0,24
4.10.	Larve	0,32	-	0,057	-	18[a]	5,1	0,29
1.11.	Larve	0,82	-	0,181	-	22[a]	5,1	0,92
29.11.	Larve	2,5	14	0,626	14	25	5,1[b]	3,19
21. 3.	Larve	1,28	9	0,46	9	35	5,5[b]	2,53
14. 6.	Puppe	1,64	-	0,46	-	28[a]	5,1	2,35
14. 6.	Imago		-	0,33	80		5,1[b]	1,68

a) Daten von Fannia polychaeta

b) jeweils eine Probe verbrannt

c) errechnet aus TG Imagines - TG Exuvie. Für Exuviengewicht wurde dasselbe Verhältnis von TG Imago : TG Exuvie wie bei F. polychaeta angenommen.

TG vom 6.9. - 1.11. berechnet nach der Körperlängen-Biomassen-Relation von Fannia

Tabelle 10. Sciophilidae: Wachstumsverlauf eines Durchschnittsindividuums in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	TG (mg)	% TG vom FG	cal / mg TG	cal / Ind.
18.10.	Larve	0,05	0,009	18[a]	5,34[c]	0,05
1.11.	Larve	0,11	0,02	18[a]	5,34[c]	0,11
29.11.	Larve	0,67	0,12	18	5,34[c]	0,64
16. 1.	Larve	2,69	0,51	19[b]	5,34[d]	2,72
21. 3.	Larve	3,48	0,80	23	5,34[c]	4,27
16. 5.	Imago	2,60	0,60	23	5,48[e]	3,30

a) vom 29.11. übernommen
b) Larven vom Januar 1974 u. 1975 (n = 131)
c) vom 16.1. übernommen (91 Larven)
d) n Parallelen Kalorimetrie = 3
   s = 0,202
e) n Parallelen Kalorimetrie = 1

Tabelle 11. Empididae: Wachstumsverlauf eines Durchschnittsindividuums in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	TG (mg)	% TG vom FG	cal / mg TG	cal / Ind.
9. 8.	Larve	0,48	0,11	23 a)	5,9 c)	0,65
6. 9.	Larve	0,78	0,18	23 a)	5,9 c)	1,06
4.10.	Larve	0,87	0,20	23 a)	5,9 c)	1,18
1.11.	Larve	1,13	0,26	23 a)	5,9 c)	1,53
29.11.	Larve	1,04	0,27	26 b)	6,0 c)	1,62
21. 3.	Larve	1,18	0,40	34 d)	6,3 c)	2,52
8. 8.	Imago	2,62	0,89	34 d)	5,4	4,81

a) Daten von Phaonia pallida - Larven
b) Daten von Rhagioniden-Larven im November (n = 11)
c) Daten von räuberischen Muscidenlarven
d) Daten von Empididen-Larven im Februar/März (n = 10)

Tabelle 12. räuberische Larven der Musciden:
Wachstumsverlauf von Durchschnittsindividuen in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	TG (mg)	% TG vom FG	cal / mg TG	s	n Parall. Kalor.	cal / Ind.
9. 8.	Larve	0,43	0,10	23[d]	5,9	-	-	0,59
6. 9.	Larve	0,78	0,18	23[d]	5,9	-	-	1,06
4.10.	Larve	0,91	0,21	23[d]	5,9	-	-	1,24
1.11.	Larve	0,96	0,22	23[d]	5,9	-	1	1,30
29.11.	Larve	1,38	0,49	26[b]	6,0	-	-	2,94
21. 3.	Larve	5,64	1,86	33[e]	6,27	0,198	3	11,66
12. 7.	Puppe	8,15	2,69[a]	33[e]	5,37	-	-	14,44
12. 7.	Imago	-	2,14	-	5,37	0,285	6[c]	11,49

a) TG Imago u. TG Puparium von Ph. pallida
b) nach Daten von Ragioniden-Larven (n = 11)
c) alle 3 Arten
d) Larven von Anfang November (n = 11)
e) Daten vom 21.3. übernommen

Tabelle 13. Sciaridae: Wachstumsverlauf eines Durchschnittsindividuums in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	TG (mg)	% TG vom FG	cal/Ind. c)
9. 8.	Larve	0,06	0,012	20 a)	0,064
6. 9.	Larve	0,09	0,019	20 a)	0,101
4.10.	Larve	0,14	0,029	20 a)	0,155
1.11.	Larve	0,19	0,038	20 a)	0,203
29.11.	Larve	0,27	0,055	20	0,294
21. 3.	Larve	0,25	0,072	28,9	0,384
14. 6.	Imago	0,386	0,112	28,9 b)	0,624

a) Daten vom 29.11.
b) Daten vom 21. 3.
c) Larven: Energiegehalt der Sciophiliden-Larven übernommen
Imago : 5,59 cal/mg TG

Tabelle 14. Chironomidae: Biomasse eines Durchschnittsindividuums im Jahresgang in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG (mg)	TG (mg)	% TG vom FG	$\frac{cal}{Ind.}$ [b]
12. 7.	Larve	0,19	0,038	20[a]	0,20
9. 8.	Larve	0,135	0,027	20[a]	0,14
6. 9.	Larve	0,105	0,021	20[a]	0,11
4.10.	Larve	0,14	0,028	20[a]	0,15
1.11.	Larve	0,16	0,032	20[a]	0,17
29.11.	Larve	0,29	0,058	20[a]	0,30
21. 3.	Larve	0,24	0,070	29[c]	0,36
15. 5.	Imago	0,22	0,063	29[c]	0,33

a) nach Daten von Sciariden

b) errechnet nach Energiegehalts-Daten der Cecidomyiiden-Imagines.

c) Daten vom Februar/März

Tabelle 15. Cecidomyiidae: Biomasse eines Durchschnittsindividuums im Jahresgang in B 1a (1972/73)

Datum	Stadium	FG[a] (mg)	TG (mg)	cal/Ind.[b]
13. 6.	Larve	0,34	0,086	0,45
12. 7.	Larve	0,36	0,089	0,46
9. 8.	Larve	0,18	0,045	0,23
6. 9.	Larve	0,32	0,080	0,42
4.10.	Larve	0,22	0,056	0,29
1.11.	Larve	0,21	0,052	0,27
29.11.	Larve	0,20	0,051	0,27
21. 3.	Larve	0,38	0,095	0,49
14. 6.	Imago	0,25	0,062	0,32

a) errechnet nach TG-Anteil-Daten von Fannia polychaeta (Mittel: 25 % TG vom FG)

b) errechnet nach Energiegehalts-Daten der Cecidomyiiden-Imagines (5,2 cal/mg TG)

5.2 Respiration des Durchschnittsindividuums

Der Sauerstoffverbrauch von Dipterenlarven ist artspezifisch und jahreszeitlich unterschiedlich temperaturabhängig. Der Zusammenhang zwischen Respiration und Temperatur wird in Funktionsgleichungen zum Ausdruck gebracht (Tab. 16 und Abb. 11). Mit Hilfe der Funktionsgleichungen wird der O_2-Verbrauch im Freiland (Monatsmittel der Streutemperatur) berechnet.

Sowohl lineare Korrelation (Abb. 11; Gerade 3,13,17) als auch exponentielle Korrelation (Geraden 6 und 16) zwischen Temperatur und Atmungsrate wurden bei den verschiedenen Dipteren-Spezies festgestellt. Dieses Ergebnis stimmt gut mit den Angaben von KEISTER & BUCK (1964) überein. Danach korrelieren bei vielen Poikilothermen Temperatur und Respirationsrate in weiten Temperaturbereichen (Bereichsbreite 10-20 °C) linear, bei anderen Spezies dagegen exponentiell.

Bei einer Freilandpopulation von Tipula excisa stellte HOFSVANG (1973) einen linearen Verlauf der Sauerstoffverbrauch - Temperatur - Kurve im Temperaturbereich von 5-20 °C fest. Zum gleichen Ergebnis kamen BYZOVA & PROKOPEVA (1967), die die Respirationsraten von Bibionidenlarven bei Temperaturen von 4,5-25 °C ermittelten.

Daher wurde auch im Rahmen dieser Arbeit bei allen Untersuchungsobjekten, für die Respirationsdaten von nur 2 Temperaturstufen vorliegen, für weitere Berechnungen (s.u.) eine lineare Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs angenommen.

Die Hauptwachstumsphase liegt bei den meisten Dipterenlarven im Herbst und Winter (Abb. 9 und 10; Tab. 7-13). Zu dieser Zeit ist die Stoffwechselaktivität der Larven

Nr. in Abb. 12	Objekt	Meßzeitpunkt	n Parallelen	Meßtemp. °C	µl O_2 / mg·h	r (Korrelation)	% Signifikanz	Regressionsgerade	Q_{10}
1	Scioridae	August	9	5	0,09	0,5013	5	y= 0,0107·T + 0,236	1,37
	Sciaridae	August	8	15	0,397				
2	Sciaridae	Februar	18	0	0,221	0,5319	1	y= 0,0203·T + 0,2211	1,92
	Sciaridae	Februar	7	10	0,424				
3	Sciaridae	Apr/Mai	8	1	0,109	0,588	5	y= 0,022·T + 0,092	2,9
	Sciaridae	Apr/Mai	6	6	0,237				
	Sciaridae	Apr/Mai	2	11	0,317				
4	Sciophilidae	Nov/Dez	3	1	0,265	0,9583	1	y= 0,0385·T + 0,2264	2,45
	Sciophilidae	Nov/Dez	3	11	0,655				
5	Sciophilidae	Jan/Feb	32	0	0,193	0,7426	1	y= 0,0246·T + 0,1603	2,5
	Sciophilidae	Jan/Feb	39	10	0,406				
6	Chironomidae	Apr/Mai	12	1	0,134	0,9924	1	lg y=-0,919·T + 0,0328	2,13
	Chironomidae	Apr/Mai	15	6	0,18				
	Chironomidae	Apr/Mai	12	11	0,284				
7	Lonchopteridae	Nov/Dez	4	0	0,031				
	Lonchopteridae	Oktober	2	1	0,134				
	Lonchopteridae	November	3	3	0,133	0,6613	5	y= 0,009·T + 0,101	2,0
	Lonchopteridae	Sep/Okt	1	9	0,206				
	Lonchopteridae	Dezember	2	10	0,182				
8	Lonchopteridae	Jan/Feb	13	0	0,042	0,4764	5	y= 0,003·T + 0,0424	1,71
	Lonchopteridae	Jan/Feb	8	10	0,073				
9	Lonchopteridae	Mai	3	6	0,017				
	Lonchopteridae	Mai	6	9	0,033	0,6675	5	y= 0,00365·T - 0,0027	
	Lonchopteridae	Mai	9	12	0,039				
10	Sapromyza sp.	Dezember	17	0	0,173	0,5225	1	y= 0,0065·T + 0,1725	1,38
	Sapromyza sp.	Dezember	9	10	0,238				
11	F. polychaeta	Oktober	11	1	0,135	0,5777	1	y= 0,0102·T + 0,1251	1,75
	F. polychaeta	Oktober	8	11	0,237				
12	F. polychaeta	November	11	0	0,077	0,6783	1	y= 0,0068·T + 0,0763	1,88
	F. polychaeta	November	10	10	0,144				
13	F. polychaeta	Februar	18	-2	0,014				
	F. polychaeta	Februar	19	-1	0,02				
	F. polychaeta	Februar	42	0	0,026				
	F. polychaeta	Jan/Mär	27	1	0,028				
	F. polychaeta	Mär/Mai	21	3	0,028	0,4837	1	y= 0,00202·T + 0,0242	2,0 - 1,59
	F. polychaeta	Mär/Mai	28	6	0,037				
	F. polychaeta	Mär/Mai	32	9	0,046				
	F. polychaeta	Mai	12	12	0,055				
	F. polychaeta	Mai	3	15	0,034				
14	räub. Muscid.	Nov/Dez	8	1	0,165	0,7681	1	y= 0,0341·T + 0,1307	3,06
	räub. Muscid.	Nov/Dez	5	11	0,505				
15	räub. Muscid.	Februar	6	0	0,074	0,8144	1	y= 0,0188·T + 0,0736	2,0
	räub. Muscid.	Februar	3	10	0,262				
16	räub. Muscid.	April	10	1	0,049				
	räub. Muscid.	Apr/Mai	10	6	0,052	0,9034	5	lg y= 0,0354·T - 1,45	2,26
	räub. Muscid.	April	6	11	0,07				
	räub. Muscid.	Mai	4	16	0,17				
17	Rhagionidae	April	2	1	0,046				
	Rhagionidae	Juni	4	5	0,054				
	Rhagionidae	Mai	3	6	0,083	0,8316	1	y= 0,0140·T + 0,0097	
	Rhagionidae	April	4	11	0,169				
	Rhagionidae	Juni	4	15	0,215				
	Rhagionidae	Mai	3	16	0,201				

Tabelle 16. Dipterenlarven: Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs y von der Temperatur T

besonders hoch.

Die Abhängigkeit der Respiration von Entwicklungsphase und Jahreszeit ist sehr deutlich vor allem bei Fannia polychaeta (Abb. 11, Geraden 11-13; Tab. 16), bei den Lonchopteriden (Geraden 7-9), den räuberischen Musciden-larven (Geraden 14-16), den Sciophiliden (Geraden 4 u. 5) und den Sciariden (Geraden 1-3). Besonders niedrige Atmungs-raten weisen Larven der Lonchopteriden und von F. poly-chaeta im Spätwinter und Frühling auf (Geraden 9 und 13). Ihre Stoffwechselaktivität ist in diesem Zeitraum gering. Nahrung wird kaum noch aufgenommen (s. auch Abb. 9: Wachstumskurven). Niedrige Atmungsraten kennzeichnen auch die verringerte Stoffwechselaktivität der räube-rischen Musciden-Larven Ende April (Abb. 11, Gerade 16). Die hohe Atmungsrate bei 16 °C ist auf die bevorste-hende Verpuppung zurückzuführen.

Der Q_{10} variiert zwischen 1,38 und 3,54 (Tab. 16). Mit Werten zwischen 1,38 und 2,0 weisen alle saprophagen Larven der Cyclorraphen einen geringen Q_{10} auf.

Der Sauerstoffverbrauch der saprophagen Cyclorraphen (Tab. 16; Abb. 11, Geraden 7-13) ist in vergleichbaren Entwicklungsphasen stets geringer als bei den sapro-phagen Nematoceren (Geraden 1-6) und bei den räuberischen Musciden und Rhagioniden (Geraden 14-17).

Die Respiration der Puppen wurde nur bei Fannia poly-chaeta ermittelt. Die Messungen wurden hier über die ge-samte Puppenperiode hinweg bis zum Schlüpfen der Imagines durchgeführt. Die Meßtemperatur von 9 °C lag nahe der mittleren Streutemperatur in der Versuchsfläche B 1a im Mai und Juni, der Puppenruhezeit von F. polychaeta. Die Respirationskurve (Abb. 12) zeigt den für Puppen zahl-reicher Insektenarten typischen U-förmigen Verlauf

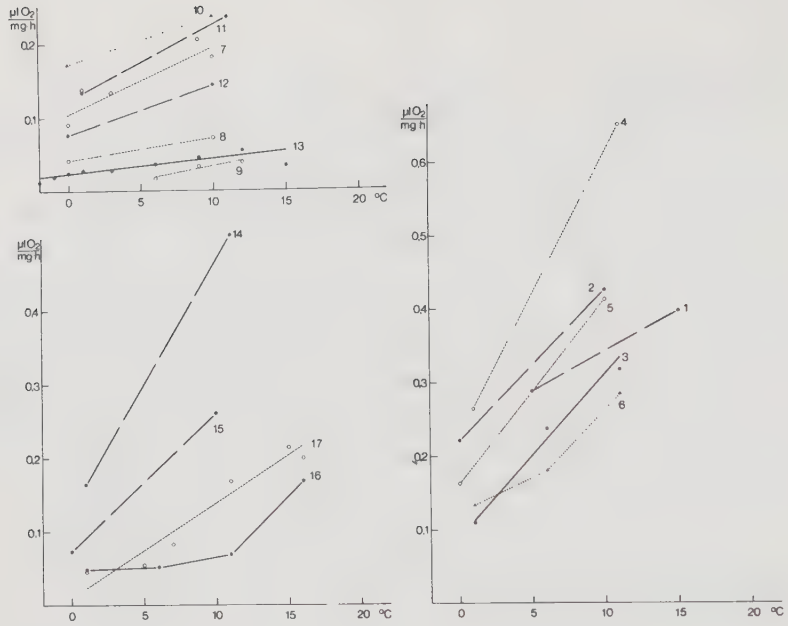

Abb. 11: Dipteren-Larven: Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Temperatur.

Sciariden (Geraden 1-3), Sciophiliden (4+5), Chironomiden (6), Lonchopteriden (7-9), Sapromyza sp. (10), Fannia polychaeta (11-13), räuberische Muscidenlarven (14-16), Rhagioniden (17).

Zeitliche Zuordnung und Geradengleichungen siehe Tabelle 17.

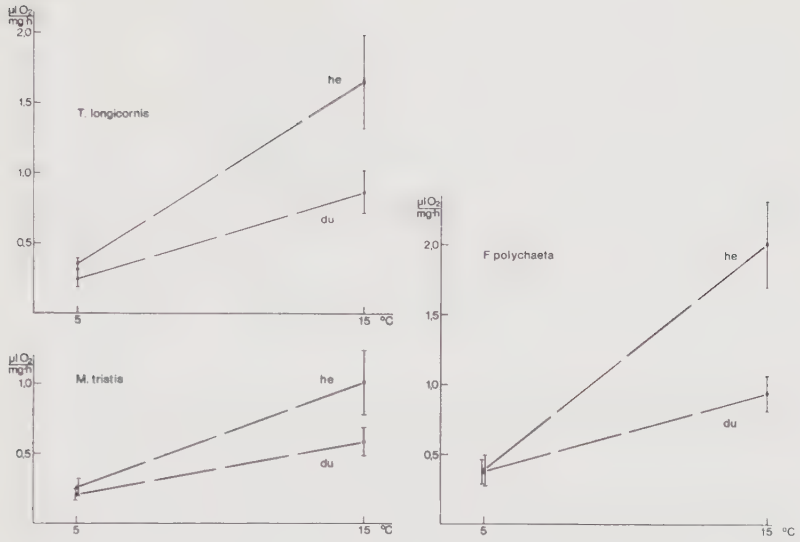

Abb. 13: Fannia polychaeta ♂, Musidora tristis ♂, Trichopeza longicornis ♂ + ♀:
Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von Temperatur und Beleuchtung (300 lx Raumlicht)
du = dunkel (Nacht), he = hell (Tag)
Meßzeitpunkt in Tabelle 16

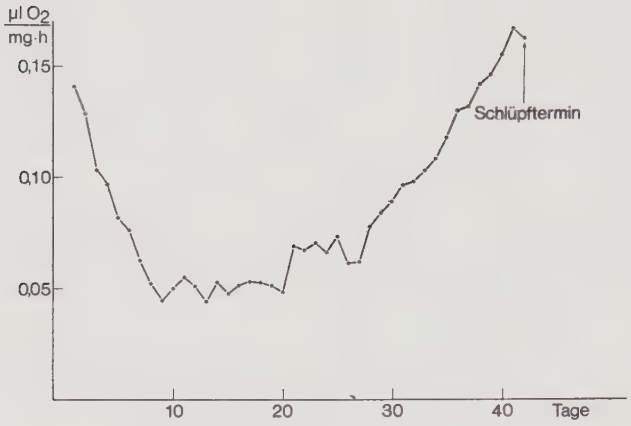

Abb. 12: Puppenatmung von Fannia polychaeta
Dauermessung bei 9 °C

(KROGH, 1914; COTTY, 1956; SLAMA, 1958; aber PLATZER-SCHULTZ, 1970). Die Puppen-Respirationsrate beträgt im Minimum 0,043 µl O_2/mg·h und im Maximum 0,168 µl O_2/mg·h.

Die Respiration von Imagines wurde nur bei wenigen Arten bestimmt. Dabei mußten Messungen des O_2-Verbrauchs beim Flug unberücksichtigt bleiben. Es zeigte sich, daß die Respiration nicht nur von der Temperatur abhängt, sondern in ihrer Höhe auch von den Lichtverhältnissen bestimmt wird. So lag der O_2-Verbrauch bei 15 °C im Licht (300 lx Raumbeleutung) deutlich höher als im Dunkeln (Abb. 13, Tab. 17). Der Q_{10} stieg auf Werte von über 4. Der Grund hierfür ist in der lokomotorischen Aktivität zu suchen, die erst im Licht und oberhalb einer bestimmten Temperatur voll einsetzt (s. auch FUNKE ,1972; SCHAUERMANN, 1973). Für nachfolgende Berechnungen (s. Tab. 18 u. 19, 25 u. 26) wurde ein Licht/Dunkel - Wechsel von 16:8 Stunden angenommen.

Tabelle 17. Fannia polychaeta ♂, Musidora tristis ♂, Trichopeza longicornis ♂ + ♀
Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von Temperatur und Beleuchtung
dunkel - Nachtmessung, hell - Tagmessung (300 lx Raumlicht)

Nr.	Objekt	Beleucht.	n	Temp. °C	$\frac{\mu l\ O_2}{mg \cdot h}$	s (%)	Q_{10}	Meßzeitpunkt
1	Fannia polychaeta	dunkel	5	5	0,38	22,8	2,47	Juli
	Fannia Polychaeta	dunkel	9	15	0,94	13,6		
2	Fannia polychaeta	hell	5	5	0,38	28,8	5,47	Juli
	Fannia polychaeta	hell	9	15	2,08	14,7		
3	Musidora tristis	dunkel	4	5	0,21	28,8	2,81	Juli/August
	Musidora tristis	dunkel	6	15	0,59	17,0		
4	Musidora tristis	hell	5	5	0,26	15,9	4,19	Juli/August
	Musidora tristis	hell	6	15	1,09	21,0		
5	Trichopeza longicornis	dunkel	8	5	0,25	25,7	3,52	August
	Trichopeza longicornis	dunkel	7	15	0,88	17,5		
6	Trichopeza longicornis	hell	7	5	0,35	11,7	4,74	August
	Trichopeza longicornis	hell	7	15	0,66	20,2		

5.3 Assimilation von Durchschnittsindividuen und Populationen

5.3.1 Energiebilanzen

Der Energieumsatz von Durchschnittsindividuen und Populationen wurde nach A = P + R berechnet (PETRUSEWICZ, 1967). Durch fortlaufende Addition von $P_{\Delta t}$, $R_{\Delta t}$ und $A_{\Delta t}$ wurden die kumulativen Energiebilanzen für die Durchschnittindividuen von Arten bzw. Artengruppen berechnet (Tab. 18-24, Abb. 16-19).

Die kumulativen Energiebilanzen der Populationen (Tab. 25-31, Abb. 16-19) wurden unter Berücksichtigung aller Abundanzveränderungen wie bei GRIMM(1973) nach folgender Gleichung berechnet:

$$A_k^{pop} = n_t \cdot A_k + \sum_{\xi=1}^{t} (n_{\xi-1} - n_{\xi}) \frac{A_{\xi} + A_{\xi-1}}{2}$$

Es bedeuten:

A_k^{pop} = kumulative Assimilation der Population vom Beginn der Entwicklung (t=0) bis zum Zeitpunkt t.

n_t = Zahl der zum Zeitpunkt t lebenden Tiere

A_k = kumulative Assimilation des Individuums vom Beginn der Entwicklung (t=0) bis zu Zeitpunkt t.

t durchläuft die natürlichen Zahlen (t=1,2,3,....) und gibt jeweils den Endpunkt eines betrachteten Zeitintervalls an.
t=0 bedeutet den Zeitpunkt des Entwicklungsbeginns.
ξ ist der laufende Summationsindex.

Die kumulative Darstellungsweise bietet die Möglichkeit rascher Information über die Entwicklung der Gesamtbilanz

und den Anteil von P und R zu jedem Zeitpunkt.

Die Nutzung der assimilierten Nahrung für die Produktion von Körpersubstanz ($P_{\Delta t}/A_{\Delta t}$) eines Durchschnittsindividuums ist am höchsten bei den jungen Larven, z.B. von F. polychaeta (75,5 %), Sapromyza sp. (67,6 %), den Lonchopteriden (71,6 %) und den Sciophilden (54,3 %) (Tab. 18-21).

Am Beispiel von Fannia polychaeta wird deutlich, daß der größte Teil des Energieumsatzes der Larven vom letzten Larvenstadium (L 3) assimiliert wird (86,2 %). Fehler, die bei der Abundanzbestimmung der kleinen Larven gemacht wurden, wirken sich daher bei der Berechnung des Energieumsatzes der Population nur wenig aus (s. auch SCHAUERMANN, 1973, für Curculioniden-Populationen).

Der horizontale Verlauf der Assimilationskurve von Fannia polychaeta während der Puppenruhe (Abb. 14) deutet auf die exakte Berechnung von Produktion und Respiration hin (FUNKE, 1973).

Der Energieumsatz der Imagines wurde nur bei F. polychaeta und bei den Lonchopteriden ermittelt. Bei allen übrigen Dipteren wurde er nicht berücksichtigt.

Die "Durchschnitts-Imago" von Fannia polychaeta assimiliert innerhalb von 17 Tagen ca. 17 cal. Davon werden allein fast 77 % durch Atmung verbraucht. Das ist ungefähr die gleiche Energiemenge wie sie die Larve in 290 Tagen bis zum Beginn der Puppenphase assimiliert.

Im Energieumsatz der Population ist der Anteil der Imagines nur gering. Er beträgt bei F. polychaeta ca. 18 % und bei den Lonchopteriden ca. 5 % der Gesamtassimilation. Ähnlich geringen Anteil am Energieumsatz der Populationen

dürften auch die Imagines der übrigen untersuchten Cyclorraphen und der Brachyceren haben. Noch geringer ist der Energieumsatz-Anteil bei den Nematoceren-Imagines. Sie führen keinen Reifefraß durch und leben im wesentlichen von der während der Larvenphase gespeicherten organischen Substanz. Ihr Energieumsatz ist deshalb lediglich im Hinblick auf die Höhe der Energieverluste durch Atmung und die verbleibende Menge an gespeicherter Energie von Interesse.

Bei Cecidomyiiden und Chironomiden war nur die Respiration zu ermitteln (Tab. 32 und 33). Aus der kumulativen Respiration der Population wurde hier nach McNEILL und LAWTON (1970) die Produktion der Population berechnet (s. Tab. 35).

Die Assimilations-Phänologie der Populationen von 7 Spezies bzw. Familienverbänden im Jahreslauf ist in Tab. 34 zusammengestellt. Mehr als 75 % der Gesamtassimilation der Dipteren-Populationen entfallen auf das Winterhalbjahr. Das Maximum der Assimilation liegt im November (16 %). Es wird bestimmt durch die zu diesem Zeitpunkt besonders hohen Umsatzleistungen der Sciariden. Später, von Dezember bis März, überwiegt der Energieumsatz der Sciophiliden.

Die Assimilationsphänologie der Cecidomyiiden- und Chironomiden-Populationen wurde in Tab. 34 nicht aufgenommen. Nach den Respirationsraten zu urteilen (Tab. 32 u. 33) liegt das Aktivitätsmaximum der Chironomiden im Herbst und Winter, bei den Cecidomyiiden dagegen im Frühling und Sommer.

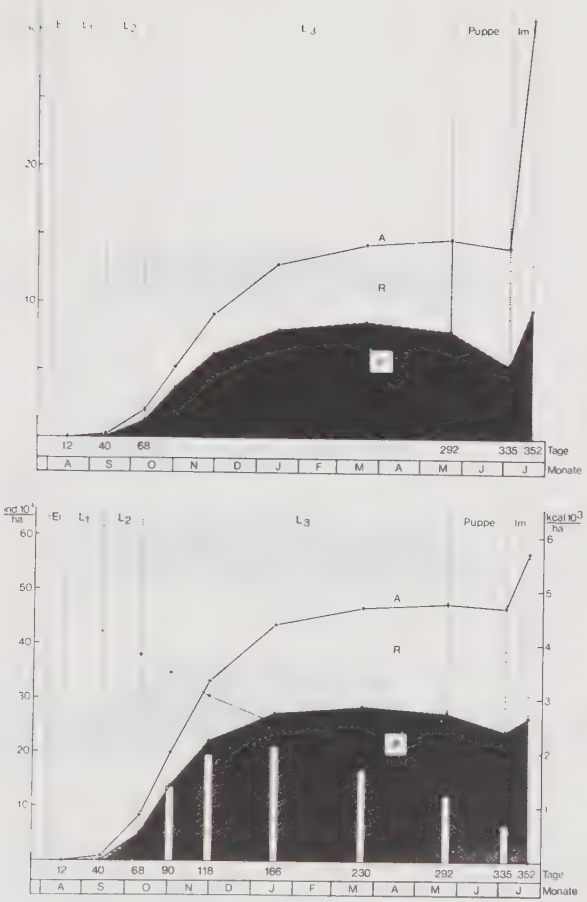

Abb. 14: Fannia polychaeta - Kumulative Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums (oben) und der Population (unten).
1972-1973 in B 1a

gestrichelt - Überlebenskurve
weiße Säulen (Biomasse; "standing crop")
immer am Ende des jeweiligen Berechnungsintervalls.

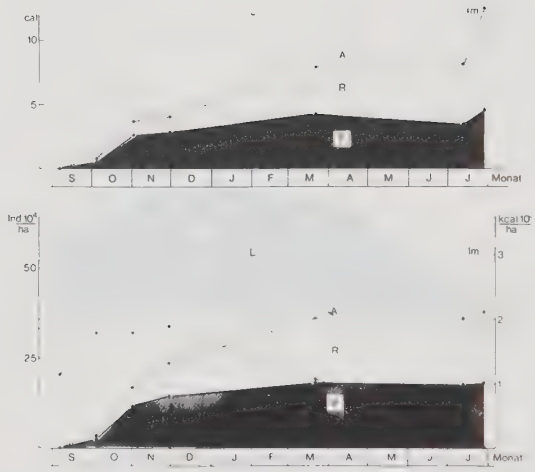

Abb. 15: Lonchopteridae - Kumulative Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums (oben) und der Population (unten).
1972-1973 in B 1a

gestrichelt - Überlebenskurve

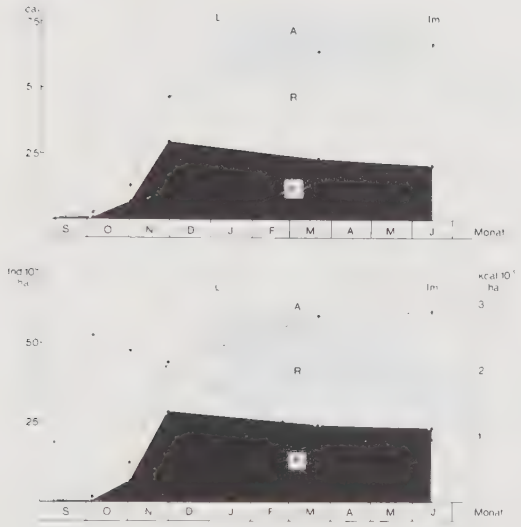

Abb. 16: Sapromyza sp. - Kumulative Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums (oben) und der Population (unten).
1972-1973 in B 1a

gestrichelt - Überlebenskurve

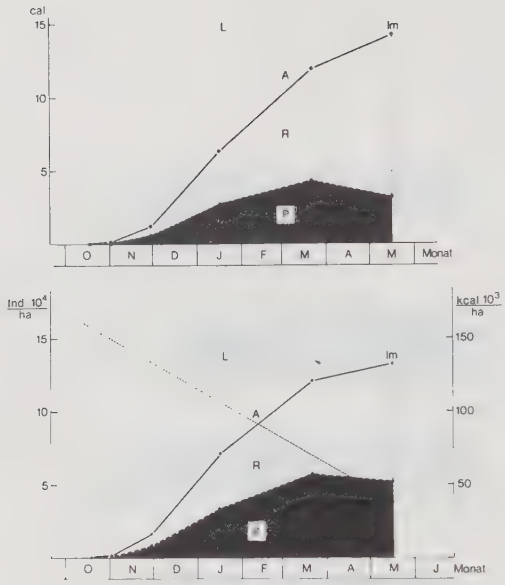

Abb. 17: Sciophilidae - Kumulative Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums (oben) und der Population (unten).
1972-1973 in B 1a

gestrichelt - angenommene Überlebenskurve nach Überlebensrate der Sciaridae (24,7 %)

Tabelle 18. Fannia polychaeta: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums B 1a (cal) (1972/73)

Datum Tage	Stadium	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	µl O_2 / mg·h	µl O_2 / Ind.·h	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
15. 8. 12	Ei	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12. 9. 40	L 1	0,031	0,031	10,6	0,233	0,059	0,186	0,188	0,217	0,217	14,5
10.10. 68	L 2	1,241	1,271	7,5	0,202	0,182	0,585	0,771	1,826	2,043	68,1
1.11. 90	L 3	2,43	3,70	6,63	0,121	0,311	0,786	1,556	3,216	5,259	75,5
29.11. 118	L 3	2,53	6,23	4,69	0,108	0,413	1,331	2,887	3,861	9,12	65,5
16. 1. 166	L 3	1,82	8,05	1,05	0,084	0,354	1,956	4,842	3,776	12,895	48,2
21. 3. 230	L 3	0,57	8,62	0,6	0,026	0,118	0,866	5,708	1,436	14,331	39,7
22. 5. 292	L 3	-0,70	7,92	4,0	0,032	0,160	1,140	6,848	0,440	14,771	-
3. 7. 334	Puppe	-2,46	5,46	11,0	0,085	0,376	1,815	8,663	-0,647	14,124	-
20. 7. 351	Imago	4,00	9,46	14,7	1,660 a)	6,723	13,139	21,802	17,139	31,264	23,3

a) 8 Std. dunkel, 16 Std. hell

Tabelle 19. Lonchopteridae: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums in B 1a (cal) (1972/73)

Datum	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	$\frac{\mu l\ O_2}{mg \cdot h}$	$\frac{\mu l\ O_2}{Ind. \cdot h}$	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
4.10.	0,59	0,59	7,4	0,171	0,073	0,235	0,235	0,825	0,825	71,5
1.11.	2,13	2,72	7,0	0,168	0,262	0,843	1,078	2,973	3,798	71,6
29.11.	0,17	2,89	4,4	0,144	0,328	1,056	2,134	1,226	5,024	16,1
21. 3.	1,35	4,24	0,79	0,045	0,116	1,494	3,628	2,844	7,868	47,5
12. 7.	-0,79	3,45	7,5	0,025	0,073	0,94	4,568	0,15	8,018	-
29. 7.	1,04	4,49	12,6	0,765 a)	1,737	3,395	7,963	4,435	12,453	23,5

a) 8 Std. dunkel, 16 Std. hell

Tabelle 20. Sapromyza sp.: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums in B 1a (cal) (1972/73)

Datum	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	$\frac{\mu l\ O_2}{mg \cdot h}$	$\frac{\mu l\ O_2}{Ind. \cdot h}$	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
4.10.	0,05	0,05	7,4	0,221	0,064	0,206	0,206	0,256	0,256	19,5
1.11.	0,63	0,68	7,0	0,218	0,124	0,399	0,605	1,079	1,335	58,4
29.11.	2,27	2,95	4,4	0,201	0,338	1,088	1,693	3,358	4,093	67,6
14. 1.			1,2	0,180	0,395	2,089	3,782			
21. 3.	-0,66	2,29	0,6	0,025 a)	0,04	0,303	4,085	1,732	6,425	-
14. 6.	-0,18	2,11	5,6	0,036 a)	0,053	0,518	4,603	0,338	6,763	-

a) Respirationsdaten von Fannia polychaeta übernommen

Tabelle 21. Sciophilidae: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums in B 1a (cal) (1972/73)

Datum	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	$\frac{\mu l\ O_2}{mg \cdot h}$	$\frac{\mu l\ O_2}{Ind. \cdot h}$	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
1.11.	0,06	0,06	7,1	0,500	0,040	0,064	0,064	0,124	0,124	48,4
29.11.	0,53	0,59	4,4	0,396	0,154	0,496	0,560	1,086	1,210	54,3
16. 1.	2,08	2,67	1,1	0,269	0,451	2,489	3,049	5,159	6,369	40,3
21. 3.	1,55	4,22	0,6	0,175	0,539	3,960	7,009	5,510	11,879	28,1
16. 5.	-0,97	3,25	3,5	0,168 a)	0,509	3,270	10,279	2,300	14,179	

a) Respiration nach Daten von Sciariden

Tabelle 22. Empididae: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums in B 1a (cal) (1972/73)

Datum	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	$\frac{\mu l\ O_2}{mg \cdot h}$	$\frac{\mu l\ O_2}{Ind. \cdot h}$	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
6. 9.	0,41	0,41	11,7	0,404[a)]	0,255	0,821	0,821	1,231	1,231	33,3
4.10.	0,12	0,53	7,4	0,292	0,241	0,776	1,597	0,896	2,127	13,4
1.11.	0,35	0,88	7,0	0,282	0,282	0,908	2,505	1,258	3,385	27,8
29.11.	0,09	0,97	4,4	0,214	0,232	0,747	3,252	0,837	4,222	10,8
21. 3.	0,9	1,87	0,79	0,088	0,098	1,262	4,514	2,162	6,384	41,6
8. 8.	2,29	4,16	8,3	0,073	0,139	2,224	6,738	4,514	10,898	50,7

a) Berechnung der Atmungsraten mit Hilfe von Daten der räuberischen Muscidenlarven (Tabelle 23)

Tabelle 23. Musciden mit räuberischen Larven: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums in B 1a (cal) (1972/73)

Datum	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	$\frac{\mu l\ O_2}{mg \cdot h}$	$\frac{\mu l\ O_2}{Ind. \cdot h}$	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
6. 9.	0,47	0,47	11,7	0,530	0,321	1,032	1,032	1,502	1,502	31,3
4.10.	0,18	0,65	7,4	0,383	0,324	1,043	2,075	1,223	2,725	14,7
1.11.	0,06	0,71	7,0	0,370	0,346	1,114	3,189	1,174	3,899	5,1
29.11.	1,64	2,35	4,4	0,281	0,399	1,284	4,473	2,924	6,823	56,1
21. 3.	8,72	11,07	0,79	0,088	0,331	4,262	8,946	12,982	19,805	67,2
12. 7.	2,78	13,85	7,5	0,068	0,469	6,039	14,985	8,819	28,624	31,5

Tabelle 24. Sciaridae: Energiebilanz eines Durchschnittsindividuums in B 1a (cal) (1972/73)

Datum	$P_{\Delta t}$	P_k	Temp. Mittel °C	µl O_2 / mg·h	µl O_2 / Ind.·h	$R_{\Delta t}$	R_k	$A_{\Delta t}$	A_k	$\frac{P_{\Delta t}}{A_{\Delta t}}$ (%)
6. 9.	0,037	0,037	11,7	0,361	0,028	0,091	0,091	0,128	0,128	28,8
4.10.	0,054	0,091	7,4	0,515	0,038	0,122	0,213	0,176	0,305	30,9
1.11.	0,048	0,14	7,0	0,311	0,052	0,167	0,38	0,215	0,519	22,43
29.11.	0,091	0,231	4,4	0,31	0,071	0,230	0,61	0,321	0,840	28,34
21. 3.	0,09	0,321	0,79	0,237	0,062	0,797	1,41	0,887	1,733	10,14
14. 6.	0,24	0,561	9,0	0,291	0,093	0,909	2,319	1,149	2,882	20,9

Tabelle 25. Fannia polychaeta: Energiebilanz der Population in B 1a (cal·10^4/ha) (1972/73)

Datum Tage	Stadium	Ind.·10^4 / ha	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
15. 8. 12	Ei	46,80	-	-	-	-	-	-	10,7
12. 9. 40	L 1	42,43	1,38	1,38	8,28	8,28	9,66	9,66	11,0
10.10. 68	L 2	38,10	49,98	51,36	23,56	31,84	73,54	83,20	57,2
1.11. 90	L 3	34,70	88,48	139,84	28,62	60,46	117,10	200,30	136,4
29.11. 118	L 3	30,40	82,38	222,22	43,34	103,8,	125,72	326,02	196,4
16. 1. 166	L 3	25,60	50,96	273,18	54,78	158,58	105,75	431,76	212,0
21. 3. 230	L 3	19,20	12,77	285,95	19,40	177,98	32,17	463,93	169,9
22. 5. 292	L 3	14,90	-11,94	274,01	19,49	197,47	7,55	471,48	122,2
3. 7. 334	Puppe	12,07	-33,17	240,84	24,45	221,92	- 8,72	462,76	68,7
21. 7. 351	Imago	0	24,00	264,84	78,83	300,75	102,83	565,59	

Tabelle 26. Lonchopteridae: Energiebilanz der Population in B 1a ($cal \cdot 10^4/ha$) (1972/73)

Datum	$\frac{Ind.}{ha}$	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
o. 9.	19,20	-	-	-	-	-	-	2,5
4.10.	27,20	13,69	13,69	5,45	5,45	19,14	19,14	19,6
1.11.	27,20	57,94	71,63	7,13	12,58	65,07	84,21	77,5
29.11.	33,76	5,18	76,81	32,19	44,77	37,37	121,58	102
21. 3.	19,20	35,75	112,56	39,56	84,33	75,31	196,89	83,9
12. 7.	4,83	- 9,49	103,07	11,29	95,62	1,8	198,69	12,6
29. 7.	0	2,51	105,58	8,2	103,82	10,71	209,4	

Tabelle 27. Sapromyza sp.: Energiebilanz der Population in B 1a (cal·10^4/ha) (1972/73)

Datum	$\frac{\text{Ind.}\cdot 10^4}{\text{ha}}$	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
6. 9.	19,2	-	-	-	-	-	-	4,6
4.10.	52,8	1,80	1,80	7,42	7,42	9,22	9,22	15,3
1.11.	48,0	31,75	33,55	20,11	27,53	51,86	61,08	44,2
29.11.	42,6	102,83	136,38	49,29	76,82	152,12	213,2	135,9
21. 3.	20,8	-20,92	115,46	87,85	164,67	66,93	280,13	52,6
14. 6.	19,8	- 3,65	111,81	10,52	175,19	6,87	287,00	46,5

Tabelle 28. Sciophilidae: Energiebilanz der Population in B 1a (kcal·10^4/ha) (1972/73)

Datum	$\frac{\text{Ind.}\cdot 10^4}{\text{ha}}$	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
18.10.	1578	-	-	-	-	-	-	0,08
1.11.	1498	0,092	0,092	0,098	0,098	0,19	0,19	0,16
29.11.	1338	0,75	0,84	0,703	0,801	1,453	1,64	0,88
16. 1.	1064	2,5	3,34	2,989	3,89	5,489	7,129	2,89
21. 3.	699	1,37	4,71	3,49	7,28	4,88	12,009	2,98
16. 5.	379	-0,52	4,19	1,765	9,045	1,245	13,254	1,25

Tabelle 29. Empididae: Energiebilanz der Entwicklungsstadien in B 1a (cal·10^4/ha) (1972/73)

Datum	$\frac{Ind..10^4}{ha}$	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
9. 8.	134,0	-	-	-	-	-	-	87,1
6. 9.	218,7	72,3	72,3	144,78	144,78	217,08	217,08	231,8
4 10.	160,0	22,7	95,0	146,94	291,72	169,64	386,72	188,8
1.11.	153,6	54,9	149,9	142,37	434,09	197,27	583,99	235,0
29.11.	145,0	13,4	163,3	111,53	545,62	124,93	708,92	243,9
21. 3.	116,8	244,8	408,1	165,20	710,82	410,00	1118,92	294,3
8. 8.	72,7	217,0	625,1	210,72	921,54	427,72	1546,64	349,7

Tabelle 50. Musciden mit räuberischen Larven: Energiebilanz der Population in B 1a (cal.10^4/ha) (1972/73)

Datum	$\frac{\text{Ind.} \cdot 10^4}{\text{ha}}$	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
9. 8.	16,0	-	-	-	-	-	-	9,4
6. 9.	14,4	7,14	7,14	15,69	15,69	22,83	22,83	15,3
4.10.	27,2	3,74	10,88	21,69	37,38	25,43	48,26	33,7
1.11.	41,6	2,06	12,94	38,32	75,70	40,38	88,64	54,1
29.11.	22,4	52,48	65,42	41,09	116,79	93,57	182,21	65,9
21. 3.	14,4	160,45	225,87	78,42	195,21	238,87	421,08	167,9
12. 7.	11,0	35,31	261,18	76,70	271,91	112,01	533,09	158,8

Tabelle 31. Sciaridae: Energiebilanz der Population in B 1a (kcal·10^4/ha) (1972/73)

Datum	$\frac{\text{Ind.}\cdot 10^4}{\text{ha}}$	$P^{pop}_{\Delta t}$	P^{pop}_{k}	$R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	$A^{pop}_{\Delta t}$	A^{pop}_{k}	B^{pop}
9. 8.	3513	-	-	-	-	-	-	0,2
6. 9.	12964	0,305	0,305	0,754	0,754	1,059	1,059	1,3
4.10.	9449	0,61	0,915	1,264	2,016	1,874	2,933	1,5
1.11.	11322	0,5	1,415	1,730	3,747	2,23	5,163	2,3
29.11.	9790	0,961	2,376	2,428	6,176	3,389	8,552	2,9
21. 3.	4160	0,628	3,004	5,559	11,735	6,187	14,739	1,6
14. 6.	328	0,539	3,543	2,04	13,775	2,579	17,318	0,2

Tabelle 32. Cecidomyiidae: Respiration von Durchschnittsindividuum und Population in B 1a (1972/73)

Datum	Temp.	ul O_2 / mg·h [a)]	ul O_2 / Ind.·h	(cal) $R_{\Delta t}$	Ind.·10^4 / ha	(cal·10^4) $R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	B^{pop}
13. 6.	-	-	-	-	542	-	-	244
12. 7.	10,9	0,274	0,093	0,299	350	133	133	161
9. 8.	13,6	0,336	0,09[illegible]	0,293	325	99	232	75
6. 9.	11,7	0,292	0,079	0,254	1008	169	401	423
4.10.	7,4	0,211	0,057	0,183	758	162	563	220
1.11.	7,0	0,204	0,044	0,142	661	101	664	178
29.11.	4,4	0,163	0,034	0,109	409	58	722	110
21. 3.	0,79	0,128	0,037	0,476	947	320	1042	459
14. 5.	5,6	0,184	0,058	0,56	292 [b)]	344	1386	93

a) Respirationsdaten von den Chironomiden übernommen
b) Schlüpfabundanz Imagines 1973

Tabelle 33. Chironomidae: Respiration von Durchschnittsindividuum und Population in B 1a (1972/73)

Datum	Temp.	ul O_2 / mg·h	ul O_2 / Ind.·h	(cal) $R_{\Delta t}$	Ind.·10^4 / ha	(cal·10^4/ha) $R^{pop}_{\Delta t}$	R^{pop}_{k}	B^{pop}
12. 7.	-	-	-	-	151	-	-	30,2
9. 8.	13,6	0,34	0,055	0,177	250	35	35	35
6. 9.	11,7	0,29	0,035	0,113	395	36	71	43
4.10.	7,4	0,21	0,026	0,084	347	31	102	52
1.11.	7,0	0,2	0,03	0,097	386	36	138	56
29.11.	4,4	0,17	0,038	0,122	546	57	195	104
21. 3.	0,8	0,13	0,034	0,444	651	265	460	234
17. 5.	3,5	0,16	0,037	0,242	502 [a)]	140	600	1[illegible]

a) Mortalitätsrate 21.3.-17.5. wie bei Sciariden angenommen

	9. 8.- 6. 9.	7. 9.- 4.10.	5.10.- 1.11.	2.11.- 29.11.	30.11.- 27.12.	28.12.- 24. 1.	25. 1.- 21. 2.	22. 2.- 21. 3.	22. 3.- 18. 4.	19. 4.- 16. 5.	17. 5.- 13. 6.	14. 6.- 11. 7.	12. 7.- 8. 8.
Sciaridae	1058,0	1874,0	2231,0	3397,0	1546,8	1546,8	1546,7	1546,7	860,0	860,0	859,0	-	-
Sciophilidae	-	-	190,0	1453,0	2744,5	2744,5	2452,5	2452,5	622,5	622,5	-	-	-
Sapromyza sp.	-	9,2	51,9	152,1	16,7	16,7	16,7	16,7	2,3	2,3	2,3	-	-
Lonchopteridae	-	19,1	65,1	37,4	18,8	18,8	18,8	18,8	0,5	0,5	0,4	0,4	10,7
Fannia polychaeta	7,6	59,9	132,7	125,7	52,9	52,8	16,1	16,0	3,4	3,4	-3,9	36,6	58,2
Empididae	217,1	169,6	197,3	124,9	103,0	103,0	102,0	102,0	85,5	85,5	85,5	85,5	85,5
räub. Muscidae	22,8	25,4	40,4	93,6	59,7	59,7	59,7	59,7	28,0	28,0	28,0	28,0	-
Summe	1305,5	2157,2	2908,4	5384,7	4542,2	4542,3	4212,5	4212,4	1602,2	1602,2	971,3	150,5	154,4

Tabelle 34. Dipteren-Populationen des Luzulo-Fagetum
Phänologie der Assimilation (B 1a, 1972/73) (cal/m^2)

5.3.2 Assimilation und "Produktion an Imagines"

Die "Produktion an Imagines" (B_{em} = biomass emerged; Biomasse frischgeschlüpfter Imagines) ist die Komponente im Energieumsatz von Populationen holometaboler Insekten, die auf einfache Weise genau zu ermitteln ist (FUNKE, 1972). Ihr Anteil am Energieumsatz liegt nach Untersuchungen an Phytophagen (Curculioniden u. Lepidopteren) und einem pantophagen Elatriden (GRIMM, 1973; SCHAUERMANN, 1973; STREY, 1972; WINTER, 1972) größenordnungsmäßig bei etwa 10 % (FUNKE, 1973; THIEDE, 1973). Zu einem solchen Wert führten auch die Untersuchungen an Dipteren. Das ist besonders deutlich an den wichtigsten Gruppen, den Sciariden (11,4 %) und den Sciophiliden (9,7 %), aber auch bei den Lonchopteriden (6,2 %), bei Sapromyza sp. (11,4 %) und der besonders eingehend untersuchten Fannia polychaeta (7,7 %) (Tab. 35). Chironomiden und Cecidomyiiden sowie Empididen und räuberische Musciden passen mit ihren stark abweichenden Werten (1,1 u. 3,9 % bzw. 22,9 u. 24,5 %) nicht in dieses Bild. Es wäre denkbar, daß z.B. bei Cecidomyiiden und Chironimiden aufgrund hoher Mortalität am Ende der Larven- bzw. Puppenphase - ähnlich wie wahrscheinlich bei vielen Lepidopteren (WINTER, 1972; THIEDE, 1973) - das Verhältnis B_{em}/A_k^{pop} % wirklich nur gering ist. Es gibt aber auch Hinweise dafür, daß Cecidomyiiden- und Chironomiden - Imagines beim Schlüpfen nur unvollzählig erfaßt werden und daß die Produktion an Imagines in Wirklichkeit höher liegt.

Das Beispiel zeigt, daß bei der Abschätzung der Assimilation einer Population aus der Produktion an Imagines eine gewisse Vorsicht angebracht ist. Dennoch wurde in Ermangelung von Produktions- und Respirationsdaten die Assimilation der Rhagioniden- und Phoriden-Populationen aus der Produktion an Imagines berechnet (Tab. 35).

Tabelle 35. Assimilation und "Produktion an Imagines" (B_{em}) (kcal·10^4/ha·Jahr)(B 1a, 1972/73)

Art (Gruppe)	P_k^{pop}	R_k^{pop}	A_k^{pop}	B_{em}	$\frac{B_{em}}{A_k^{pop}}$ %
Sciaridae	3,54	13,75	17,32	1,980	11,4
Sciophilidae	4,19	9,09	13,25	1,280	9,7
Cecidomyiidae	1,05 a)	1,39	2,44	0,094	3,9
Chironomidae	0,60 a)	0,53	1,13	0,012	1,1
Rhagionidae	-	-	1,20 b)	0,112	-
Phoridae	-	-	1,60 b)	0,152	-
Empididae	0,63	0,92	1,56	0,357	22,9
Lonchopteridae	0,11	0,10	0,21	0,013	6,2
Lauxaniidae Sapromyza sp.	0,11	0,18	0,29	0,033	11,4
Muscidae F. polychaeta	0,27	0,30	0,57	0,044	7,7
räub. Larven	0,26	0,27	0,53	0,130	24,5
Summe			40,1	4,207	

a) berechnet aus Respirationsdaten

b) berechnet nach $B_{em} : A_k^{pop}$ (%) - Verhältnis von 9,3 %
Mittelwert der Sciaridae, Sciophilidae, Fannia polychaeta, Lonchopteridae und Sapromyza sp.

6 Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurden zum ersten Mal fast alle Dipteren-Populationen eines Ökosystems vergleichend auf ihren Energieumsatz hin untersucht. Der ungewöhnliche Umfang der Aufgabe zwang zu einigen Kompromissen und Vereinfachungen bei der Datenerfassung. Im folgenden soll zunächst kritisch eingegrenzt werden, welche Fehlerquellen die Ergebnisse beeinflussen.

Die Abundanz der Dipterenlarven war trotz hoher Effizienz der angewandten Methode nicht vollständig zu ermitteln, da bereits bei der Probennahme ein Teil der empfindlichen Larven verletzt wurde und dann verloren ging.

Verschiedene Arten bzw. Gruppen, die selten oder (und) mehr oder weniger extrem inäqual verteilt im Bestand vorkommen, wurden nicht erfaßt. Hierzu zählen neben den Erinniden und Asiliden - Bewohnern des Mineral-Horizonts - auch Limnobiiden und Tipuliden, die vorwiegend in Totholz, besonders in Stubben, leben (s. auch BARANSKI, 1970).

Die Larvenabundanz und damit die Überlebensrate der Sciophiliden war nicht zu ermitteln (s. S. 23). Für die Berechnung des Energieumsatzes der Population wurde hier die gleiche Überlebensrate angenommen wie bei den Sciariden (24,7 % Überlebende L 1). Dieses Vorgehen ist zweifellos problematisch, selbst wenn Lebensweise und ökologische Ansprüche weitgehend übereinstimmen. Bei der Abschätzung von Energieumsätzen von Populationen muß aber vielfach, vor allem aufgrund unzulänglicher Kenntnisse der Abundanzdynamik nach FUNKE (1973), im Sinne einer "Näherung" verfahren werden. Nach dem erwähnten Vorgehen errechnet sich bei den Sciophiliden für die Population ein Energieumsatz von 13,25 kcal/m^2·Jahr.

Das Maximum von Produktion und Respiration liegt bei Empididen-Larven - nach der Wachstumskurve des Durchschnittsindividuums zu urteilen (Tab. 11) - in der Zeit von März bis August. Zur Berechnung des Sauerstoffverbrauchs wurde für diesen Zeitraum die Respirationsrate der räuberischen Musciden-Larven von April/Mai eingesetzt. Da die Musciden-Larven zu diesem Zeitpunkt unmittelbar vor Abschluß der Fraßperiode stehen und eine geringe Stoffwechselaktivität zeigen, ist der auf die Empididen übertragene Wert sicher zu niedrig kalkuliert.

Die Assimilation der Dipteren-Imagines bleibt in den Energiebilanzen der Population außer bei Fannia polychaeta und den Lonchopteriden unberücksichtigt. Im Mittel dürfte ihr Anteil am Gesamtenergieumsatz der Population 5 % nicht übersteigen. Dieser niedrige Wert ist vor allem von den Nematoceren her zu verstehen, die als Imagines fast ausschließlich von der im Larvenstadium produzierten körpereigenen Substanz leben.

Aus den voranstehenden Überlegungen folgt, daß der ermittelte Energieumsatz aller Dipteren-Populationen in der Zeit von August 1972 bis Juli 1973 (40,1 kcal·10^4/ha·Jahr) als Mindestwert angesehen werden muß.

Etwa 92 % der Assimilation (36,81 kcal·10^4/ha) entfallen auf Dipteren mit vorwiegend saprophager Ernährungsweise. Diese Tiere beziehen ihre Energie für Produktion und Respiration vor allem direkt (Primärzersetzer) oder indirekt (Sekundär-, Folgezersetzer) aus der toten Pflanzensubstanz, die nach RUNGE (1973) in B 1a jährlich mit einem Brennwert von ca. 299 kcal·10^5/ha anfällt. Etwa 1,2 % hiervon werden von den Dipteren umgesetzt. Von der assimilierten Energiemenge entfallen ungefähr 70 % (28 kcal·10^4/ha) auf die Respiration und gehen somit dem Ökosystem verloren. Die übrigen 12 kcal·10^4/ha (Produktion) stehen Räubern und Nekrophagen zur Verfügung.

Blattstreu fällt Jahr für Jahr in B 1a mit einem Energiegehalt von ca. 150 kcal·10^5/ha an (RUNGE, 1973). Die primären Zersetzer, die Sciariden und Sciophiliden, assimilierten hiervon 1972/73 ca. 2 % (Tab. 35). Das erscheint wenig. Betrachtet man jedoch die Laubmengen, die konsumiert und größtenteils in Exkremente umgewandelt werden, so ergibt sich ein ganz anderes Bild.

Die Konsumtion (C) der Sciophiliden- und Sciariden-Larven wurde nicht bestimmt. Auch fehlen leider Angaben über das Verhältnis von Assimilation (A) und Konsumtion saprophager Insekten, die zur Abschätzung der Fraßmengen von Sciariden und Sciophiliden aus der Größe A hätten dienen können. So muß zum gegenwärtigen Zeitpunkt weiter ausgeholt und auf andere Tiergruppen verwiesen werden.

Für Glomeriden bestimmten VAN DER DRIFT (1951) und BOCOCK (1963) ein A/C - Verhältnis von 7 % bzw. 10-15 %. Geht man davon aus, daß das A/C - Verhältnis bei den Larval-Populationen der Sciophiliden und Sciariden in der gleichen Größenordnung liegt, d.h. zwischen 7 und 15 %, so errechnet sich ein Konsum von 13,5 bis 29 % der jährlich anfallenden Blattstreu.

Den Sciariden- und Sciophiliden-Larven kommt also vor allem aufgrund ihrer "Zerkleinerungstätigkeit" eine erhebliche Bedeutung für die Primärprozesse beim Abbau des Streuanfalls zu. In den Buchenwäldern des Solling ist diese Tatsache besonders bemerkenswert, da andere primäre Streuzersetzer weitgehend fehlen (S. 1), und der Anteil einiger Phytophagen am Abbau der toten Blattsubstanz (FUNKE, 1973) doch wohl nur sehr gering ist. Die jährlich anfallende Blattstreu wird also nur zu maximal 30 % zerkleinert. Das bedeutet, daß die Zersetzungsprozesse insgesamt nur stark verzögert einsetzen. So ist es kein Wunder, wenn in den Sauerhumus-Buchenwäldern

des Solling im Gegensatz zu Buchenwäldern auf kalkreichem Untergrund stets wenigstens 4 Blattgenerationen (BABEL, 1972) nebeneinander in der Streu vorkommen.

In zukünftigen Untersuchungen sollte insbesondere ermittelt werden, welchen Einfluß die Dipterenlarven über ihre Zerkleinerungstätigkeit hinaus auf die Abbauprozesse des Bestandesabfalls haben. Von besonderem Interesse ist dabei die wechselseitige Beeinflussung von Dipterenlarven und Mikroorganismen, wie sie SZABO (1974) für Bibionidenlarven nachweist.

8 % (3,31 kcal·10^4/ha) der Gesamtassimilation der Dipteren in B 1a 1972/73 entfielen auf zoophage Arten. Bei einem A/C - Verhältnis von 47 bis 92 %, wie es von zoophagen Arthropoden bekannt ist (McBRAYER et al. 1974), konsumierten die räuberischen Dipterenlarven tierische Substanz mit einem Brennwert von 3,6 bis 7,04 kcal·10^4/ha·Jahr. Hieraus wird die Bedeutung der Zoophagen als Regulatoren für ihre Beutepopulationen klar; denn die von ihnen konsumierte Nahrungsenergie entspricht z.B. 30 bis 59 % der kumulativen Jahresproduktion aller Dipteren oder der gesamten Jahresproduktion von Sciariden und Sciophiliden. Darüber hinaus muß angenommen werden, daß die Beuteobjekte nicht immer ganz aufgefressen werden. Daraus folgt, daß die Anzahl der getöteten Beuteorganismen noch höher ist als nach der konsumierten Energiemenge zu vermuten wäre.

7 Zusammenfassung

In einem 126-jährigen Hainsimsen-Buchenwald (B 1a) im Solling (50 km NW Göttingen) wurde der Energieumsatz der Dipteren-Populationen mit bodenlebenden Stadien ermittelt.

Biologie:
Die meisten Dipteren-Populationen der Solling-Buchenwälder sind univoltin. Bei den Rhagioniden dauert die Entwicklung 2 Jahre. Chironomiden und Cecidomyiiden sind plurivoltin. Der Zeitraum, in dem die Imagines schlüpfen, ist art- bzw. gruppenspezifisch weitgehend jahreszeitlich fixiert. Die meisten Individuen (85 % aller Dipteren) schlüpfen im Frühjahr (April bis Mitte Juni).

Abundanz:
Die Abundanz der Larven wurde von März 1972 bis März 1973 alle 4 Wochen mit einer für Dipterenlarven spezifischen Spül- und Flotationsmethode bestimmt. Im September schlüpften schwerpunktmäßig die Eilarven der neuen Sciariden-Generation. Hier wurde daher das Abundanzmaximum nachgewiesen (14 700 Individuen/m^2). Im Mai lag das Abundanzminimum (580 Individuen/m^2), da hier die meisten Larven verpuppt bzw. bereits die Imagines geschlüpft waren.

Bei den Imagines wurde die Schlüpfabundanz mit Hilfe von Boden-Photoeklektoren ermittelt. 1973 schlüpften in B 1a ca. 4100 Individuen/m^2. Davon entfielen 94 % auf Sciariden, Sciophiliden und Cecidomyiiden.

Die Überlebensrate (Anteil der frisch geschlüpften Imagines in % von der maximalen Larvenabundanz) lag zwischen ca. 14 % (Lauxaniidae) und ca. 37 % (Lonchopteridae). Im Mittel wurde weniger als ein Drittel der Eilarven erwachsen.

Die Larvenabundanz der Sciophiliden war aus methodischen Gründen nicht zu ermitteln. Für weitere Berechnungen wurde die gleiche Überlebensrate angenommen wie bei den Sciariden (24,7 %).

Energiefluß:
Die Biomasse von Durchschnittsindividuen (Larven) wurde nach Biomasse (mg TG) - Körperlängen (mm) - Korrelation berechnet.

Die Respirationsraten (ul O_2/mg·h) der Larven sind bei den jungen Stadien besonders hoch. Z.B. ist die Respirationsrate einer L 2 von Fannia polychaeta etwa fünfmal so hoch wie die einer L 3 im April (jeweils bei 5 °C).

Die saprophagen Nematocerenlarven haben höhere Respirationsraten als die saprophagen Cyclorraphenlarven..

Die Wachstumseffizienz ($P_{\Delta t}/A_{\Delta t}$ - %) ist bei Junglarven z.B. von Fannia polychaeta mit 75 % deutlich größer als bei Altlarven mit 40 %.

Die Dipterenlarven der Solling-Buchenwälder sind im Herbst und Winter besonders fraßaktiv. Auf das Winterhalbjahr entfielen (1972/73) allein 76 % ihres gesamten Energieumsatzes/Jahr.

Die B_{em} (= biomass emerged; nach FUNKE (1971) die "Produktion an Imagines") umfaßt bei den Dipteren ca. 6,2 - 11,4 % (im Mittel 9,3 %) der Jahresassimilation der Populationen.

Alle Dipteren-Populationen mit bodenlebenden Stadien assimilierten insgesamt ca. 40 kcal·10^4/ha·Jahr (1972/73, B 1a).

Die primären Laubzersetzer, die Sciariden und Sciophiliden, assimilierten 1972/73 fast 2 % des jährlichen Blattstreu-

anfalls, alle Dipteren mit saprophagen Larvenstadien ca. 1,2 % der jährlich anfallenden toten Pflanzensubstanz.

Bei einem A/C - Verhältnis von 7-15 % (BOCOCK, 1963; VAN DER DRIFT, 1951) konsumierten die Sciariden und Sciophiliden 1972/73 13,5-29 % des jährlichen Blattstreuanfalls. Sie gaben 203,8 bis 436,7 kcal·10^4/ha·Jahr in Form von Faeces ab. Eine wesentliche Funktion der Sciariden und Sciophiliden besteht also in ihrer enormen Zerkleinerungsleistung.

Die Dipteren mit zoophagen Larven assimilierten 1972/73 3,31 kcal·10^4/ha·Jahr. Bei einem A/C - Verhältnis von 47-92 % (McBRAYER et al., 1974) konsumierten sie tierische Substanz mit einem Brennwert von 3,6-7,04 kcal·10^4/ha·Jahr. Diese Energiemenge entspricht 30-59 % der kumulativen Jahresproduktion aller Dipteren-Populationen 1972/73 in B 1a.

8 Literaturverzeichnis

BABEL, U., 1971. Methods of investigating micromorphology of humus. Ecol. Studies 2, 164-168.

- , 1972. Moderprofile in Wäldern. Morphologie und Umsetzungsprozesse. Hohenheimer Arbeiten 60, 120 pp.

BARANSKI, U., 1970. Produktionsökologische Untersuchungen an Dipteren eines Buchenwaldes (Schlüpfphänologie, Schlüpfabundanz, Produktion an Imagines). Staatsexamensarbeit, Göttingen.

BENECKE, P., B.MAYER, 1971. Aspects of soil water behavior as related to beech and spruce stands. - Some results of the water balance investigations. Ecol. Studies 2, 153-163.

BOCOCK, K.L., 1963. The digestion and assimilation of food by Glomeris. In: DOEKSEN, J., J. VAN DER DRIFT (Eds) Soil Organisms. North-Holland Publ. Co., (Amsterdam) 85-91.

BRAUNS, A., 1954. Terricole Dipterenlarven. Göttingen (Musterschmidt) 179 pp.

BYZOVA, Ju. B., M. G. PROKOP'EVA, 1967. Nekotorye dannye po gazoobmenu licinok Bibio marci L. (Bibionidae, Diptera). Pedobiologia 7, 215-219.

CAVALLI-SFORZA, L., 1969. Biometrie. Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. Stuttgart (Gustav Fischer) 211 pp.

COTTY, C.A., 1956. Respiratory metabolism of prepupae and pupae of the housefly, Musca domestica L., and of their homogenates. Contr. Boyce Thompson Inst., Yonkers, N.Y. 18, 253-262.

DIRKS, A., 1973. Untersuchungen zur Biologie und ökologischen Energetik von Chilopoden-Populationen in einem Buchen-Altbestand des Solling. Diplomarbeit, Göttingen.

DRIFT, J. VAN DER, 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. Tijdschr. Ent. 94, 1-168.

ELLENBERG, H. (Ed.), 1971. Integrated experimental ecology. Berlin etc. (Springer), 1-15 (Ecol. Studies 2).

FAASCH, H., 1973. Fallaub - Hauptmenü der Pilzmückenlarven. Mikrokosmos H 1, 9-12.

FUNKE, W., 1971. Food and Energy Turnover of Leaf-eating Insects and their Influence on Primary Production. Ecol. Studies 2, 81-93.

- , 1972. Energieumsatz von Tierpopulationen in Landökosystemen. Verh. Deut. Zool. Ges. Helgoland, 65. Jahresversammlung 1971, 95-106.

- , 1973. Rolle der Tiere im Waldökosystemen des Solling. In: Ökosystemforschung. H.Ellenberg (Hrsg.) Berlin etc. (Springer), 143-164.

FUNKE, W. and G. WEIDEMANN, 1971. Food and Energy Turnover of Phytophagous und Predatory Arthropods. Ecol. Studies 2, 100-109.

GERLACH, A., A.KRAUSE, K.MEISEL, B.SPEIDEL, W.TRAUTMANN, 1970. Vegetationsuntersuchungen im Solling. Schriftr. Vegetationsk. (Bonn-Bad Godesberg) 5, 133 pp.

GRIMM, R., 1973. Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. I. Untersuchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) Rhynchaenus fagi L., Strophosomus (Schönherr) und Otiorrynchus singularis L.. Oecologia 11, 187-262.

GRIMM, R., W.FUNKE, J.SCHAUERMANN, 1974. Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse: Untersuchungen an Tierpopulationen in Waldökosystemen. Verhlg. Ges. Ökol., Erlangen 1974, 77-87.

GRUNERT, J., 1974. Untersuchungen zur Biologie und ökologischen Energetik zweier Staphiliniden-Populationen im Solling. Unpubl. Diplomarbeit, Göttingen.

HAAS, H., 1972. Schlüpfphänologie und Schlüpfabundanz von Insekten auf einer Wiese im Solling. Diplomarbeit, Göttingen, 60 pp.

HEALEY, J.N., A.RUSSEL-SMITH, 1970. The extraction of fly larvae from woodland soils. Soil Biology and Biochemistry 2, 119-129.

HEALEY, J.N., A.RUSSEL-SMITH, 1971. Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. IV. Colloquium pedobiologiae, Dijon 1970, 177-191.

HENNIG, W., 1964. Muscidae. In: Die Fliegen der paläarktischen Region. E.LINDNER (Ed.) (Stuttgart).

HERLITZIUS, R., 1975. Streuabbau in Laubwäldern. Untersuchungen in Kalk- und Sauerhumusbuchenwäldern. Diplomarbeit, Göttingen, 59 pp.

HOFSVANG, T., 1973. Energy flow in Tipula excisa Schum. (Diptera, Tipulidae) in a high mountain area, Finse, South Norway. Norwegian Journal of Zoology 21, 7-16.

KEISTER, M., J.BUCK, 1964. Respiration: Some exogenous and endogenous effects on rate of respiration. In: The physiology of insecta, vol. 3. M.Rockstein (Ed.) New York, London (Academic Press) 617-658.

KIESE, O., 1971. The measurements of climatic elements which determine production in various plant stands. Ecol. Studies 2, 132-142.

KOEHLER, H., 1976. Nahrungsspektrum und Nahrungsumsatz zweier Carabiden des Solling, Pterostichus oblongopunctatus (F.) und Pterostichus metallicus (F.). Diplomarbeit, 97 pp.

KROGH, A., 1914. On the rate of development and CO_2 production of chrysomelides of Tenebrio molitor at different temperatures. Z. Allgem. Physiol. 16, 178-190.

MACANCEWA, G.P., 1976. Estimation of the body weight of some soil invertebrates on the basis of their linear size measurement (russisch). Pedobiologia 16, 44-50.

McBRAYER, J.F., D.E.REICHLE, 1971. Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrates. Oikos 22, 381-388.

McBRAYER, J.F., D.E.REICHLE, M.WITKAMP, 1974. Energy flow and nutrient cycling in a cryptozoan food-web. Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, Tennessee.

McNEILL, S., J.H.LAWTON, 1970. Annual production and respiration in animal populations. Nature 225, 472-474.

MEATS, A., 1967. The relation between soil water tension and rate of development of the Tipula oleracea and T. paludosa (Diptera, Nematocera). Ent. exp. & appl. 10, 394-400.

MEYER, F.H., D.GÖTTSCHE, 1971. Distribution of root tips and tender roots of beech. Ecol. Studies 2, 48-52.

PETRUSEWICZ, K., A.MACFADYEN, 1970. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods (IBP Handbook No 13), 5-24.

PEREL, T.S., L.O.KARPACHEVSKY, E.V.YEGOROVA, 1971. The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest litter-fall. Pedobiologia 11, 66-70.

PLATZER-SCHULTZ, J., 1970. Zur Atmungsphysiologie verschiedener Entwicklungsstadien von Chironomus strenzkii (Fittkau). Z. Vergl. Phys. 67, 179-185.

PRIESNER, E., 1961. Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von Tipula maxima. Pedobiologia 1, 25-37.

PROSSER, C.L., F.A.BROWN, 1950. Comparative animal physiology. Philadelphia (Saunders) 888 pp.

RUNGE, M., 1973. Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobotanica 4, 77 pp.

SCHAUERMANN, J., 1973. Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. II. Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rhizophagen Larvenstadien. Oecologia 13, 313-350.

SCHERNER, E.R., 1976. Grundlagen einer Avifauna des Sollings. Diplomarbeit, Göttingen.

SCHWERDTFEGER, F., 1968. Demökologie. Hamburg und Berlin (Parey) 448 pp.

SLAMA, K., 1958. The total metabolism of the praepupal stages and pupae in sawflies. Acta soc. zool. bohemoslav, (Prague) 22, 334-346.

STREY, G., 1972. Ökoenergetische Untersuchungen an Athous subfuscus Müll. und Athous vittatus Fbr. (Elateridae, Coleoptera) in Buchenwäldern. Dissertation Göttingen.

STRIGANOWA, B.R., 1975. Feeding activity of soil larvae of crane-flies (Tipulidae, Diptera). Zool. ZH. 54, 377-383. (russisch).

STRIGANOWA, B.R., B.V.VALIACHMEDOV, 1976. Beteiligung bodenbewohnender Saprophagen an der Zersetzung der Laubstreu in Pistazienwäldern. Pedobiologia 16, 219-227.

SZABO, J.M., 1974. The role of the larvae of St. Mark's fly in soil formation and their influence on soil microorganisms In: Microbial communities in a forest-rendzina ecosystem. Budapest (Akadémiai Kiado). 199-273.

THIEDE, U., 1973. Zur Produktion an Insekten-Imagines in Landökosystemen. In: Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen; L.STEUBING, C.KUNZE, J.JÄGER (Hrsg.), Tagungsbericht d. Ges. f. Ökol., Tagung Gießen 1972, 71-76.

- , 1975.(im Druck) Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten. (Populationsökologie, Energieumsatz). Dissertation, Göttingen.

WEIDEMANN, G., 1971. Food and energy turnover of predatory arthropods of the soil surface. Ecol. Studies 2, 110-118.

- , 1972. Die Stellung epigäischer Raubarthropoden im Ökosystem Buchenwald. Verh. Deut. Zool. Ges. Helgoland, 65. Jahresversammlung 1971, 106-116.

WINTER, K., 1972. Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. Untersuchungen an Lepidopterenpopulationen. Dissertation, Göttingen.

ZACHARIAE, G., 1965. Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. Forstwissenschaftliche Forschungen 20, Hamburg und Berlin (Parey) 68 pp.

Bestimmungsliteratur

BRAUNS, A., 1954. Terricole Dipterenlarven. Göttingen (Musterschmidt).

HENNIG, W., 1948 ff. Die Larvenformen der Dipteren I-III. Berlin (Akademie-Verlag).

LINDNER, E., (Hrsg.) 1924 ff. Die Fliegen der paläarktischen Region. Stuttgart (Schweizerbart).

de MEIJERE, J.C.H., 1906. Die Lonchopteren des palaearktischen Gebietes. Tijdschr. v. Entom. 49, 44-98.

STRESEMANN, E., (Hrsg.) 1969. Exkursionsfauna II/2. Berlin (Volk und Wissen) 330-459.

Lebenslauf

Am 24. 12. 1948 wurde ich in Lachendorf, Kreis Celle, als Sohn des Geschäftsführers Robert Altmüller und dessen Ehefrau Hildegard, geb. Sauer geboren.

Von 1955 bis 1959 besuchte ich die Grundschule in Lachendorf und anschließend das Hermann-Billung-Gymnasium in Celle, wo ich im Mai 1967 die Reifeprüfung ablegte.

Von Juli 1967 bis September 1968 war ich als Wehrpflichtiger Soldat.

Seit dem Wintersemester 1968 studiere ich an der Georg-August-Universität Biologie.

Im Juli 1973 legte ich die Diplom-Prüfung ab (Hauptfach Zoologie).

Im Wintersemester 1973 begann ich mit der Arbeit für die vorliegende Dissertation unter Anleitung von Herrn Professor Dr. W. Funke in der Abteilung Ökologie am II. Zoologischen Institut.

Richard Altmüller